

5/6/2019

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO
SISTEMÁTICO Y FILOGENÉTICO DE LA
FAMILIA HYDROBIIDAE (MOLLUSCA,
PROSOBRANCHIA) DE LA
PENÍNSULA IBÉRICA

TESIS DOCTORAL



2.36.63986



BEATRIZ ARCONADA LÓPEZ

MADRID, JUNIO 2000

*A mis padres,
Enrique y Aurora*

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

I — INTRODUCCIÓN	15
La familia Hydrobiidae Troschel, 1857	17
La familia Hydrobiidae en la península Ibérica	21
El problemático concepto de especie en los Hydrobiidae	23
II — HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	29
III — MATERIAL Y MÉTODOS	33
Área de muestreo y tipos de hábitats	35
Técnicas de muestreo	35
Material de estudio	39
IV — ESTUDIO TAXONÓMICO	41
Material y métodos. Preparación y estudio del material biológico	43
Conchas, opérculos y rádulas	44
Estudio macroscópico	44
Estudio microscópico: microscopio electrónico de barrido (MEB)	44
Anatomía	44
Estudio macroscópico	44
Estudio microscópico	44
Microscopio electrónico de barrido (MEB)	45
Histología	46
Morfometría	46
Morfometría de los caracteres conquiológicos, operculares y radulares	46
Morfometría de los caracteres anatómicos	48
Análisis estadístico	49
Estadística descriptiva	50
Análisis discriminante	51
Abreviaturas	52
Resultados	53
Diagnosis general de las especies halladas	53
<i>Actenidia</i> n. gen.	67
<i>Actenidia baetica</i> n. sp.	69
<i>Arganiella</i> Giusti y Pezzoli, 1980.....	79
<i>Arganiella tartessica</i> n. sp.	81
<i>Boetersiella</i> Arconada y Ramos, 2000	91
<i>Boetersiella sturmi</i> (Rosenhauer, 1856).....	97

<i>Boetersiella davisi</i> Arconada y Ramos, 2000	107
<i>Chondrobasis</i> Arconada y Ramos, 2000	117
<i>Chondrobasis levantina</i> Arconada y Ramos, 2000	119
Variabilidad morfológica y morfométrica entre <i>Boetersiella</i> y <i>Chondrobasis</i>	129
<i>Islamia</i> Radoman, 1973	133
<i>Islamia schuelei</i> (Boeters, 1981)	139
<i>Islamia globulus</i> (Bofill, 1909)	153
<i>Islamia ateni</i> (Boeters, 1969)	167
<i>Islamia pallida</i> n. sp.	175
<i>Islamia henrici</i> n. sp.	185
<i>Islamia aitanica</i> n. sp.	195
Variabilidad morfológica y morfométrica en <i>Islamia</i>	207
<i>Fissuria</i> Boeters, 1981	213
<i>Fissuria fezi</i> (Altimira, 1960)	215
<i>Pseudohauffenia</i> n. gen.	231
<i>Pseudohauffenia azarum</i> (Boeters y Rolán, 1988)	235
<i>Pseudokerkia</i> n. gen.	247
<i>Pseudokerkia morenoi</i> n. sp.	249
<i>Pseudokerkia aurorii</i> n. sp.	261
Variabilidad morfológica y morfométrica en <i>Pseudokerkia</i>	271
<i>Tarraconia</i> Ramos y Arconada, 2000	275
<i>Tarraconia gasulli</i> (Boeters, 1981)	281
<i>Tarraconia rolani</i> Ramos, Arconada y Moreno, 2000	293
Variabilidad morfológica y morfométrica en <i>Tarraconia</i>	301
<i>Incertae sedis</i>	305
<i>Horatia gatoa</i> (Boeters, 1980)	305
V — ANÁLISIS MOLECULAR. FILOGENIA	309
Introducción	311
Antecedentes en el filo Mollusca	311
Objetivos	312
El genoma mitocondrial	313
Genes ARN ribosomales	316
Material y métodos	317
Extracción del ADN mitocondrial. Protocolo	318
Amplificación del ADN mitocondrial. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR)	319
Principios generales	319
Protocolo de amplificación del ADN mitocondrial	320
Secuenciación del ADN mitocondrial. Protocolo	322

Reconstrucción filogenética. Métodos utilizados en el tratamiento de los datos moleculares	324
Métodos basados en distancias genéticas: Neighbor-joining	324
Métodos basados en caracteres: Método de máxima verosimilitud y de máxima parsimonia	325
Resultados	327
Discusión	340
VI — DISCUSIÓN	347
Congruencia entre la sistemática morfológica y molecular. Validez filogenética de los caracteres morfológicos	349
Concha	351
Opérculo	351
Sistema nervioso	352
Ctenidio	352
Pigmentación corporal	353
Sistema digestivo	354
Sistema genital masculino	357
Sistema genital femenino	359
Otros rasgos de interés brevemente tratados en este estudio	362
Dimorfismo sexual	362
Desarrollo larvario	362
Biogeografía	364
Conservación	366
VII — CONCLUSIONES	369
VIII — BIBLIOGRAFÍA	377
IX — APÉNDICES	405
1.- Listado de especies, autores y años	407
2.- Tabla de localidades, especies y mapa con referencias UTM	409
2.- Matriz de secuencias alineadas	413
3.- Matriz de distancias genéticas basado en el método de Kimura-3 parámetros	417
4.- Matriz de transiciones	421
5.- Matriz de transversiones	423

AGRADECIMIENTOS

Toda tesis doctoral es un trabajo individual trufado de la colaboración desinteresada de numerosas personas. Ésta no ha sido, tampoco, una excepción. Su ayuda ha resultado fundamental para la consecución de la misma y, por eso, a todos y cada uno de ellos les estoy enormemente agradecida.

La realización de esta memoria ha sido posible gracias a una beca predoctoral que me concedió durante el cuatrienio 1995-1998 el Ministerio de Educación y Cultura. Tanto la concesión de la beca como el trabajo de dirección que ha implicado la elaboración de la memoria han sido debidos a la Dra. M^a Ángeles Ramos. Ella me introdujo en el interesante mundo de la malacología de agua dulce y sus consejos han sido siempre de gran utilidad. También debo agradecer el apoyo que he encontrado en el proyecto "Fauna Ibérica" que ella coordina, en el que he hallado todos los medios materiales que necesitaba para desarrollar este trabajo. Al Dr. Ángel Luque tengo que agradecerle su buena disposición y apoyo como tutor de esta Tesis doctoral desde la Universidad Autónoma de Madrid.

Los antecedentes en el estudio de los hidróbidos peninsulares tienen unos cuantos nombres propios. Los trabajos del Dr. Boeters han sido un referente científico fundamental en este trabajo. Sus publicaciones fueron el punto de partida inicial para este estudio y, también, me cedió amablemente material tipo que se incluye en esta Tesis. El Dr. Emilio Rolán, inspirador de los estudios de hidróbidos ibéricos y persona muy próxima a la génesis y la elaboración de este trabajo, fue en un inicio quien me enseñó a recolectarlos. Sus sugerencias taxonómicas y su buen ojo en la distinción de especies siempre me han resultado de gran ayuda. Además, una parte muy importante del material estudiado procede de sus esfuerzos colectores de muchos años. El Dr. Diego Moreno también me antecedió en esta línea de investigación y, durante estos años, me ha ayudado siempre que lo he necesitado. Al igual que Emilio Rolán, también aportó con sus colecciones una parte importante del material estudiado.

En un lugar destacado en estos agradecimientos quisiera mencionar a mis compañeros y amigos del Museo de Ciencias Naturales (MNCN) que de manera altruista y a veces, inconscientemente, han empleado muchas horas de su tiempo en ayudarme y en darme ánimos en los momentos más tediosos de este trabajo. Ha sido una suerte poder trabajar con ellos y aprender de su buen hacer. Por todo ello, esta Tesis es también, un poco suya.

En la "línea dura" de esta memoria destacaría en primer lugar a Annie Marchordom que es la persona que ha seguido más de cerca mi modesta incursión en el

complejo mundo de la biología molecular. Me ha enseñado mucho de lo que sé (aunque sea bastante poco) y con infinita paciencia ha revisado y criticado el capítulo correspondiente. También ha sido una magnífica compañera de despacho y una buena amiga. Otro referente fundamental durante estos años es David Buckley, un amigo que siempre ha estado dispuesto a responder a mis SOS, me ha dado ánimos en todo momento y también me ha corregido errores y afirmaciones carentes del rigor necesario; es un placer poder discutir con él. Rafael Araujo fue un estupendo compañero de despacho en quién he encontrado siempre sugerencias y consejos de enorme utilidad, así como palabras de ánimo bajo el sonido de fondo de una soleá.

La "construcción" física de este trabajo se la debo, fundamentalmente, a Pepe Fernández, mi sabio vecino del despacho de al lado. A él le debo innumerables horas prestadas a "esta causa" siendo el principal responsable de la revisión del estilo y de la maquetación de esta memoria, y siempre con una envidiable buena disposición e immejorable ánimo. Iñaki Díez Cortaberría ha conseguido el milagro de que mis torpes dibujos tengan el magnífico aspecto que puede apreciarse en esta Tesis. Su habilidad y paciencia para entender mis explicaciones son francamente elogiables. Además, hemos podido hablar de muchas otras cosas, que también se agradece.

Mi agradecimiento por la ayuda técnica recibida durante la elaboración de la presente memoria, se debe extender a numerosas personas: José Bedoya realizó con maestría y muy buen tino, y a menudo salpicadas de conversaciones "surrealistas", todas las fotografías con el MEB en el servicio de microscopía electrónica del MNCN; Las responsables de los servicios de histología del MNCN, Josefina Cabanillas y María Valladolid, me prestaron una fundamental ayuda con la parte histológica de este trabajo. La Dra. Annie Tillier me enseñó con infinita paciencia las técnicas moleculares aplicadas en esta Tesis doctoral durante mi estancia en el Servicio de Sistemática Molecular del Museo de Historia Natural de París. También debo extender mis agradecimientos al Dr. Simon Tillier, así como a los Drs. Guillaume Lecointre y Erik y a mis compañeros becarios Alice y Nicola, quienes me acogieron muy amablemente en ese centro y con quienes compartí muchas horas de trabajo de laboratorio. Gracias a la amabilidad del Dr. Serge Gofas pude consultar la colección de moluscos del departamento de Malacología del Museo de Historia Natural de París.

La "batalla" contra los programas informáticos empleados en esta memoria fue librada gracias a la colaboración de varias personas. Quisiera destacar la fundamental labor del equipo de fotografía del MNCN que dirige Rogelio Sánchez y que lo integran también Jesús Muñoz y Fernando Señor. Me ayudaron enormemente con las fotografías de scanning, la digitalización y el escaneado de las imágenes y, también, han derrochado una enorme paciencia en las consultas que les he hecho sobre los programas de diseño gráfico. Jorge Lobo me ayudó siempre que lo necesité a

entender el endiabrado programa con el que compuse los mapas que figuran en esta memoria.

En un apartado difícil de clasificar incluiría a Miguel Ángel Alonso Zaragaza a quien, paradójicamente, le agradezco enormemente sus sabios consejos para mejorar mis criterios clasificatorios y nomenclaturales y su siempre buena disposición.

Muchos otros amigos del Museo que, si bien no han tenido una implicación directa en este trabajo, sí en cambio han dejado su huella de una manera inconsciente en él. Ellos han hecho mi estancia aquí mucho más agradable y con ellos he compartido muy buenos momentos: Óscar Soriano, Marta Calvo, Pepe Templado, José Luis Velasco, Isabel Rey, Carolina Noreña, Viki Remón, Ignacio de la Riva, Jose Ambrosio, *Chemi* Remón, Lola Bragado, Anabel Perdices, Marina Alcobendas, Miguel Villena, Jaime Bosch, Mario García e Isabel SanMartín. Con Silvia Jiménez he compartido estupendas y largas horas de campo, laboratorio y despacho. También Felipe Morcillo ha sido un delicioso compañero de faenas.

La disponibilidad inicial de un gran número de muestras me facilitó mucho el trabajo durante mis comienzos y con ello, conseguí familiarizarme con la complejidad que entraña este grupo. Todo ello fue posible gracias al esfuerzo recolector de muchas personas: Ana Camacho, Alain Bertrand, Chefi Álvarez, Carolina Noreña, David Buckley, Diego Moreno, Emilio Rolán, Gloria Tapia, Jesús Astigarraga, José Bedoya, *Chemi* Remón, J. R. Roca, Pepe Templado, Lola Bragado, Nuria Martín, Rafael Araujo y Silvia Jiménez.

Otras personas e instituciones prestaron amablemente material tipo para su estudio. Además de las ya mencionadas, he de citar a los profesores Rajko Slapnik, del Centro de Investigaciones Científicas de la Academia de Ciencias y Artes Eslovenas, Instituto de Biología, Ljubljana; Simon Cianfanelli, del Museo Zoologico "La Specola", Florencia; Yves Finet, del Museo de Historia Natural de Ginebra, Suiza; E. Gittenberger, del Museo de Historia Natural de Leiden; Gerald Wawra, del Museo de Historia Natural de Viena, y Ronald Janssen, del Museo de Historia Natural de Frankfurt.

Mónica Buckley me acompañó en esos "afterhours" tan críticos y aguantó con estoicidad mis delirios mentales, poniendo una lúcida nota de humor.

Jesús Astigarraga revisó y corrigió mis textos con celeridad y con ello, me enseñó a escribir mejor. También ha sido un estupendo "ayudante de campo" durante los viajes de recolección. Ha sabido aguantar con paciencia mis malos ratos y, sus continuas palabras de aliento y cariño han hecho mucho más fácil este tránsito final.

Y, finalmente, quisiera agradecer a mi familia siempre presente y, en especial a mis padres, por su paciencia infinita y por apoyarme siempre, en especial cuando comencé mis estudios de Biología y cuando, posterior y temerariamente, decidí realizar esta Tesis doctoral. Ahora todos los esfuerzos, trabajos y apoyos individuales y colectivos han quedado depositados en las líneas de este trabajo de investigación que merecidamente y de manera especial quiero dedicarles a ellos.

I — INTRODUCCIÓN

LA FAMILIA HYDROBIIDAE TROSCHER, 1857

Phylum Mollusca

Clase Gastropoda

Subclase Prosobranchia

Orden Mesogastropoda

Familia Hydrobiidae

Género tipo: *Hydrobia* Hartmann, 1821

La familia Hydrobiidae (Gastropoda, Rissooidea) está compuesta por un numeroso grupo de pequeños moluscos prosobranquios de distribución cosmopolita que, en su gran mayoría, vive en ambientes dulceacuícolas, aunque también existen especies que habitan en medios salobres y dos que constituyen una excepción, ya que han sido descritas, una como terrestre, *Falniowskia neglectissimum* (Falniowski y Steffek, 1989) y otra como anfibia, *Fonscochlea zeidleri* (Ponder *et al.*, 1989). Esta familia comprende, según estimaciones recientes, alrededor de 400 géneros actuales y fósiles (Kabat y Hershler, 1993) y 1.000 especies (Boss, 1971). Se trata de una de las familias de moluscos pequeños de agua dulce más numerosa, cuya antigüedad data de alrededor de 280 m. a., periodo correspondiente a la transición entre el Carbonífero y el Pérmico (Solem y Yochelson, 1979; Ponder, 1988; Yu y Zhu, 1990).

Las especies de esta familia son difíciles de estudiar anatómicamente debido a su diminuto tamaño (generalmente sus conchas miden menos de 8 mm de longitud) y a la simplicidad estructural que presentan. Esta es la razón de que una parte importante de las descripciones de especies se hayan realizado basándose únicamente en rasgos conculológicos. Las características diagnósticas de esta familia han sido ampliadas en épocas recientes estudiando diversos datos morfológicos (Radoman, 1973 y 1983; Hershler, 1985; Ponder, 1988; Bernasconi, 1992; Kabat y Hershler, 1993) y, culminando con una revisión monográfica realizada por Hershler y Ponder (1998).

La sistemática supraespecífica de los hidróbidos es bastante confusa ya que esta familia ha sido clasificada dentro de tres superfamilias distintas: Rissooidea (Thiele, 1929; Wenz, 1939; Taylor y Sohl, 1962; Taylor, 1966; Bernasconi, 1992), Hydrobioidea (Radoman, 1973 y 1983) y Truncatelloidea (Golikov y Starobogatov, 1975; Ponder y Warren, 1988). La relación de Hydrobiidae con las otras familias incluidas en Rissooidea es aún incierta. Ello se debe, en parte, a la confusión existente a niveles "inferiores", que responde a la enorme diversidad observada y la amplia distribución geográfica de sus táxones. Ponder (1988) ha propuesto una filogenia cladística según la cual los hidróbidos constituyen un clado intermedio de los Rissooidea, más derivado respecto a las familias que ocupan el medio marino pero en cambio uno de los más ancestrales de los grupos de moluscos no marinos.

	Thiele, 1929 Wenz, 1939 Taylor y Sohl, 1962 Taylor, 1966 Davis, 1982 Bernasconi, 1992	Radoman, 1973 y 1983	Golikov y Starobogatov, 1975 Ponder y Waren, 1988
Superfamilia	Rissooidea	Hydrobioidea	Truncatelloidea
Familia	Hydrobiidae	Hydrobiidae	Hydrobiidae

Las clasificaciones propuestas en el rango infragenérico son muy confusas. Taylor (1966) incluyó a la mayoría de los géneros que se estudian en la presente memoria dentro de la tribu Horatiini y subfamilia Cochliopinae (Hydrobiidae). Sin embargo, tal y como posteriormente sugieren Hershler y Thompson (1992), los datos disponibles acerca de los géneros del "Viejo Mundo" no permitían sustentar esta hipótesis. De hecho, Radoman (1973) incluye en la subfamilia Horatiinae a todas aquellas especies con un único receptáculo seminal. Una vez que se demuestra la existencia de dos receptáculos seminales en *Horatia* (género tipo), Horatiinae pasa a ser considerada como sinónimo de Belgrandiellinae y pasa a formar parte de la familia Orientalinidae (nom. nov. para Orientaliidae) (Radoman, 1978a). Al mismo tiempo, esta familia es dividida en dos subfamilias en función del número de estos receptáculos: Orientalininae y Pseudohoratiinae (Radoman, 1983). En el presente trabajo y, dada la inexistencia actual de criterios uniformes, se ha evitado de forma explícita la adscripción del conjunto de estas especies a ninguna subfamilia o tribu aunque, de manera puntual y tentativamente, se ha realizado alguna propuesta en determinados táxones.

Como se ha mencionado anteriormente, las primeras clasificaciones comparadas se realizaron, en general, atendiendo a los caracteres conquiológicos, y ello a pesar de que previamente algunos malacólogos, como Draparnaud (1813), habían subrayado la importancia de estudiar estas características junto a otros múltiples aspectos de estos moluscos, como el tipo de hábitat, estructura anatómica, fisiología, su conducta, reproducción y alimentación. Este autor, con una concepción avanzada y moderna de las relaciones de parentesco entre los grupos, consideraba que la concha no era un carácter que debía prevalecer sobre los demás, desmarcándose así claramente de la posición mayoritaria de los malacólogos de su época. Otros caracteres tradicionalmente estudiados eran rasgos de fácil observación, como la pigmentación, el tipo de tentáculos cefálicos y el pene.

Es a partir de 1969 cuando se empiezan a estudiar de una forma más rigurosa las relaciones sistemáticas de los hidróbidos (Radoman, 1969), al tiempo que se cuestiona la validez del criterio conquiológico como carácter principal para el agrupa-

miento de los táxones a nivel supragenérico (algo que Draparnaud ya había adelantado en 1813). Según Radoman, el carácter más apropiado para la clasificación taxonómica en hidróbidos, usado lógicamente de forma conjunta con los demás caracteres, es el sistema genital y fundamentalmente el femenino. Los rasgos conculológicos serían interesantes al tratar de estudiar la variabilidad intragenérica. Apunta este autor que un "correcto estudio taxonómico y filogenético es de gran importancia para establecer las relaciones biogeográficas entre pequeños y grandes territorios y para explicar los procesos de especiación". La importancia de la genitalia femenina fue también enfatizada inmediatamente después por Starobogatov (1970). El estudio prioritario de estos caracteres queda patente en trabajos posteriores como la de Radoman (1973, 1983), Giusti y Pezzoli (1980, 1982), Boeters (1988) y Bernasconi (1992).

Basándose en algunos caracteres como la estructura del diente central de la rádula, la presencia/ausencia de ciego gástrico en el estómago, la organización del sistema nervioso, la genitalia femenina y el pene masculino, Radoman (1973 y 1983) dividió a los Hydrobioidea (= Rissoidae) en varias familias distintas: Hydrobiidae, Orientalinidae, Pyrgulidae, Micropyrgulidae, Turricaspiidae, Emmericiidae, Lithoglyphidae, Bythinellidae y Baicaliidae. Según este autor, los rasgos definitorios de los Hydrobiidae son: a) concha cónica, alargada, oval o, excepcionalmente achatada; b) diente central de la rádula con una a cuatro cúspides basales a cada lado; c) presencia de ciego gástrico en el estómago; d) conectivo supraesofágico largo y subesofágico corto o inexistente. Los ganglios están, generalmente, pigmentados de negro y, existe un engrosamiento ganglionar en el nervio tentacular que, excepto raras excepciones, está ausente del nervio pedal lateral; e) presencia de uno o dos receptáculos seminales y una bursa copulatriz y, f) oviducto renal, generalmente negro, formando un lazo irregular.

El trabajo de Radoman (1983) constituye una de las revisiones más exhaustivas de los Hydrobioidea europeos y comprende 83 géneros y 190 especies. Una gran parte de estos caracteres son posteriormente empleados en una revisión de los Hydrobioidea en Polonia (Falniowski, 1987). La obra de Radoman (1973 y 1983) ha sido cuestionada en repetidas ocasiones (Davis, 1978 y 1982; Giusti y Pezzoli, 1984) con el argumento de que el número de especies y géneros que menciona está sobrevalorado.

Davis (1978), en un intento de definir a Hydrobiidae frente a Pomatiopsidae, propone una nueva lista de caracteres definitorios. Según este autor, los miembros de Hydrobiidae son aquellos que presentan características comunes con el género *Hydrobia* (género tipo) y son: a) el espermatozoa penetra en el oviducto paleal en una abertura anterior y llega hasta la bursa copulatriz a través de un canal ciliado situado sobre este oviducto; b) el canal ventral se origina al cerrarse este oviducto paleal durante la ontogenia; c) el diente central de la rádula presenta unos ángulos latera-

les muy pronunciados que le confieren un aspecto trapezoidal que tienen una o más cúspides basales y, d) el pene posee un solo conducto y tiene unos destacables lóbulos glandulares.

La clasificación posterior propuesta por Giusti y Pezzoli (1980) restringe las familias de Hydrobioidea a cuatro: Hydrobiidae, Moitessieriidae, Bythinellidae y Lithophlyphidae. Bernasconi (1992) realiza una clasificación de las familias de Rissooidea no marinas y crea dos grandes grupos: por un lado, el grupo de los hidróbidos compuesto por cinco familias (incluye Hydrobiidae), y por el otro, el grupo de los asimineidos que incluye a otras tres familias. Las características que este autor enuncia para diferenciar a los Hydrobiidae de las demás familias son poco habituales en las descripciones taxonómicas: a) los tentáculos cefálicos son largos y móviles; b) la locomoción se realiza por medio de cilios; d) el hábitat puede ser dulceacuícola (especies con ctenidio), salobre (especies con ctenidio) y anfibio (ctenidio presente/ausente); e) los ojos se sitúan en la base externa de los tentáculos; f) las heces son ovales y, g) carecen de un surco pedal.

Una nueva clasificación de Hydrobiidae es la que posteriormente establece Ponder (1984) para diferenciar a esta familia con Iravadiidae y Rissooidea. En ella realiza una fusión de la clasificación de Radoman (1973) y la de Davis (1980) resultando en lo que este autor denomina como "Hydrobiidae" *sensu lato*.

El hecho de que una gran parte de las clasificaciones propuestas esté basada en aproximaciones puramente fenéticas en vez de en análisis filogenéticos capaces de discriminar entre fenómenos de convergencia, paralelismo, etc. respecto a aquellos que poseen una auténtica "señal filogenética" ha conducido a poner en duda, incluso, el origen monofilético de esta familia (Davis *et al.*, 1985; Kabat y Hershler, 1993). El análisis filogenético de Ponder (1988) sobre las distintas familias de Rissooidea muestra que la mayoría de los caracteres que definen las ramas basales del cladograma son reversiones o paralelismos y que las sinapomorfías que agrupan a los hidróbidos también son mayoritariamente caracteres homoplásicos. El resto de los trabajos publicados investigan principalmente las relaciones evolutivas entre distintos géneros (Ponder y Clark, 1990; Ponder *et al.*, 1993; Hershler, 1994 y 1996). Un trabajo reciente de Hershler y Ponder (1998) pretende uniformar la terminología aplicada a los caracteres morfológicos como punto de partida en futuros estudios filogenéticos de hidróbidos, los cuales, a pesar de su enorme heterogeneidad, siguen siendo considerados como una unidad.

Existen todavía algunos problemas nomenclaturales relacionados con esta familia, derivados del hecho de que su nombre se considera un homónimo de Hydrobiidae Mulsant, 1844, denominación actualmente en uso también para una subfamilia o tribu perteneciente a la familia Hydrophilidae (Insecta: Coleoptera) (Newton y Thayer, 1990). Por tanto, el empleo de este término en moluscos debe considerarse ahora provisional, al haberse entendido que "Hydrobiidae Troschel deberá

mantenerse en uso a pesar de ser un homónimo. Será la Comisión la encargada de establecer una regla que resuelva esta homonimia" (ICZN, 1992: Opinión 1664). Múltiples propuestas han sido hechas en relación con este homonimia y también en relación con el establecimiento de la especie tipo del género *Hydrobia* (Giusti *et al.* 1998; Boeters *et al.*, 1999; Bouchet, 1999; Hoeksema, 1999; Kadolsky, 1999). De todas ellas, destaca la de Giusti *et al.* (1998) en la que proponen a la ICZN (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica) el mantenimiento de Hydrobiidae Troschel (género tipo: *Hydrobia*) para Mollusca e Hydrobuisina Mulsant para Insecta (género tipo: *Hydrobius*).

LA FAMILIA HYDROBIIDAE EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Existen muy pocos trabajos publicados sobre la familia Hydrobiidae en el ámbito ibero-balear. El trabajo monográfico sobre los géneros *Paludina* y *Amnicola* realizado por Azpeitia (1935) es de poca utilidad hoy en día, ya que este autor aún no distinguía entre algunos de los géneros actuales y tampoco incluía ilustraciones que ayudaran a su identificación. A nivel local, se debe hacer mención de los trabajos conquiológicos de Rosenhauer (1856), Fagot (1887, 1905, 1907), Bofill (1891, 1909, 1913), Bofill y Haas (1920), Haas (1924, 1925 y 1927), Gasull (1965, 1971, 1981), Altimira (1960), Schütt (1961) y Boeters (1969). En 1988, Boeters publica una revisión de la familia Hydrobiidae y Moitessieridae en la península Ibérica en la que se incluyen 35 especies de hidróbidos. Este trabajo sirvió al mismo tiempo como punto de partida para otros estudios preliminares (Ramos *et al.*, 1992; Arconada *et al.*, 1996), que indicaban que las especies incluidas en el inventario de Boeters (1988) representaban un porcentaje menor de las que realmente debían existir en la península Ibérica.

Siguiendo la revisión de Boeters (1988), la familia Hydrobiidae en la península Ibérica se divide en cuatro subfamilias, Horatiinae, Hydrobiinae, Amnicolinae y Potamopyrginae, de las cuales las dos primeras han sido estudiadas en el presente trabajo. Horatiinae está constituida por los géneros *Neohoratia*, *Horatia*, *Belgrandia* y *Belgrandiella*, y los Hydrobiinae por *Semisalsa*, *Hydrobia* y *Pseudamnicola*. La principal diferencia entre ambas subfamilias reside en la presencia de un ciego gástrico en la segunda, ausente en la primera.

La subfamilia Horatiinae (*sensu* Boeters, 1988) y, en concreto, el clado formado por los géneros *Horatia* y *Neohoratia*, ha sido el objeto principal de estudio en la presente tesis debido a dos razones: a) la confusa clasificación sistemática existente, causada principalmente por su diminuto tamaño y por la dificultad de su estudio morfológico; y, b) la existencia de un grupo amplio de lo que se han denominado "morfoespecies" (Arconada *et al.*, 1996), es decir, poblaciones que no pueden ser asignadas a ninguna de las especies conocidas pero que presentan características similares

a las del grupo *Horatia-Neohoratia*. Ambos géneros y las “morfoespecies” anteriormente mencionadas presentan conchas diminutas de morfología planispiral o valvatiforme (salvo excepciones), un criterio fenético que ha sido utilizado en ocasiones para agrupar a todas estas especies frente a los demás hidróbidos peninsulares (Ramos *et al.*, 1995). Los otros dos géneros de esta subfamilia, *Belgrandia* y *Belgrandiella*, han sido mucho mejor estudiados (Boeters, 1983, 1988; Boeters y Rolán, 1988; Rolán, 1989, 1990 y 1993; Arconada y Rolán, *en prep.*) y por ello no han sido objeto de análisis en este trabajo. Por otro lado, Hydrobiinae, en concreto, los géneros *Hydrobia* y *Pseudamnicola* han sido utilizados como grupo externo de referencia en el análisis molecular. Se considera necesario enumerar los caracteres que diferencian ambas subfamilias dado que serán discutidos en el análisis filogenético:

	Hydrobiinae	Horatiinae	Autor
• Ciego gástrico	Ausente	Presente	(Boeters, 1988)
• Protuberancia del opérculo	Ausente	Ausente/presente	(Bernasconi, 1992)
• N° de cúspides basales en el diente central de la rádula	1-4	0-3	(Bernasconi, 1992)
• Morfología de la concha	Cónica	Cónica/planispiral	(Bernasconi, 1992)
• Pliegue del oviducto renal	Complejo	Sencillo	(Bernasconi, 1992)
• Bursa copulatrix	Presente (>Rs)	Presente/ausente (> o < Rs)	(Bernasconi, 1992)

(Rs= receptáculo seminal)

De los dos géneros de hidróbidos valvatoides citados en la península Ibérica (Fig. 1) —*Horatia* y *Neohoratia*— el primero tiene representantes en varios países del área circunmediterránea (véase introducción del género *Boetersiella*), mientras que el

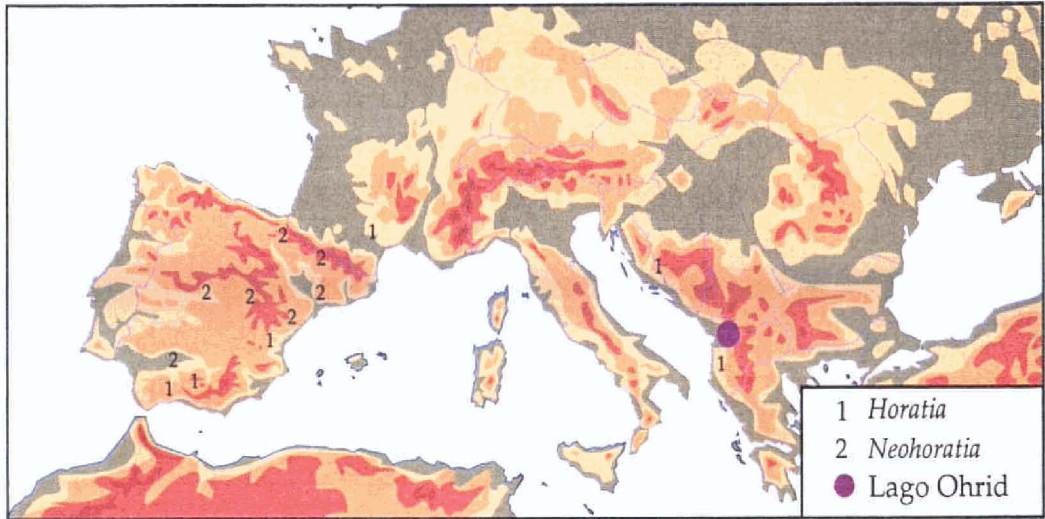


Fig. 1. Distribución geográfica de los géneros *Horatia* y *Neohoratia* según Boeters (1988).

segundo fue mencionado como endémico de la península Ibérica (véase introducción del género *Islamia*). El área explorada en este estudio incluye todo el territorio ibero-balear, pero, al no haber sido hallada ninguna población de las especies objeto de estudio en las islas Baleares y en Portugal, sólo se hará mención a la distribución en la península Ibérica.

Boeters (1988) diferencia a ambos géneros por las características de su genitalia femenina y los divide en las siguientes especies (Boeters, 1988):

Género *Horatia*

Horatia (?) *sturmi* (Rosenhauer, 1856)

Horatia gatoa (Boeters, 1980)

Género *Neohoratia*

Neohoratia globulus (Bofill, 1909)

Neohoratia globulus globulus (Bofill, 1909)

Neohoratia globulus lagari (Altimira, 1960)

Neohoratia ateni (Boeters, 1969)

Neohoratia (?) *coronadoi* (Bourguignat, 1870)

Neohoratia schuelei (Boeters, 1981)

Neohoratia (?) *fezi* (Altimira, 1960)

Neohoratia (?) *gasulli* (Boeters, 1981)

EL PROBLEMÁTICO CONCEPTO DE ESPECIE EN LOS HYDROBIIDAE

Para cada una de las dos aproximaciones empleadas en este estudio, la taxonomía y la sistemática molecular, ha sido necesario determinar qué es lo que se entiende por especie. De entre todas las definiciones de especie —biológica, evolutiva, de reconocimiento, cohesiva, ecológica, etc.— se ha asumido el concepto filogenético de especie (Rosen, 1978; Cracraft, 1989; Nixon y Wheeler, 1990; Davis y Nixon, 1992) como criterio operativo, en el cual el empleo de los caracteres y estados de carácter compartidos son las claves para definir a las especies. De esta manera, una especie se entiende como un conjunto de organismos en continua evolución y con un origen común, que puede ser diagnosticada porque posee una combinación única de caracteres morfológicos y genéticos y que, presumiblemente, forma una unidad reproductora aislada. Este concepto tiene su origen en el trabajo de Hennig (1966), base de la escuela filogenética actual (fundamentalmente la cladística).

Uno de los principales problemas con el que se tropezó en este estudio consistió en delimitar el rango de variabilidad de cada especie, es decir, hasta dónde se podía asumir el límite de variabilidad fenotípica de una especie sin incurrir en una posible y errónea definición de metaespecie. Una de las cuestiones más controverti-

das de los hidróbidos, especialmente de los valvatiformes, que acaparan el 88% de este estudio, reside en la dificultad de diagnosticar caracteres morfológicos homólogos, los únicos válidos en el estudio de sus relaciones filogenéticas. En estas diminutas especies, algunos caracteres anatómicos parecen estar relacionados con procesos de convergencia o con patrones de evolución que no implican un ancestro común, como es el caso de una gran parte de las características conquiológicas, la presencia/ausencia de pigmentación cefálica y/o corporal (asociado a hábitos cavernícolas o intersticiales), la ausencia o reducción del ctenidio, etc. A este problema se añade el hecho de que varios factores, como su diminuto tamaño, su simplificación estructural, la ausencia de datos paleontológicos y la ausencia de conocimientos de la historia evolutiva de esta gran familia, impiden obtener un número relevante y fiable de caracteres diagnósticos específicos. En consecuencia, el empleo de técnicas moleculares es decisivo para el estudio de estas especies, cuando existen muy pocos estados de carácter que permitan diferenciar especies y para revelar la diversidad genética que se oculta bajo un conjunto de caracteres morfológicos convergentes.

El estudio de las relaciones filogenéticas entre organismos debe contemplar dos condiciones fundamentales: la homología y la independencia de los caracteres. Ambos conceptos son objeto de diferentes discusiones dependiendo de si la óptica elegida es la anatomía comparada o la genética. Su utilización tiene como objetivo la selección de caracteres de interés evolutivo. La homología posee tres propiedades: la *conservación* de los caracteres que la definen, la *individualización* de este homólogo en relación con los demás y su *singularidad* o especificidad para definir grupos monofiléticos. Desde una perspectiva cladística, la homología sería sinónimo de sinapomorfía (Patterson, 1982; Nelson, 1994). En este estudio se consideraron caracteres morfológicos homólogos los similares en su estructura, posición y función.

Tal y como se ha apuntado, la aplicación de este concepto puede ser más o menos compleja, dependiendo en el nivel en que trabajemos (para una discusión global, véase Wagner, 1989). Así, no es lo mismo determinar un carácter homólogo desde una aproximación morfológica, genética o embriológica (Roth, 1988). De esta manera, la homología en los fenotipos no implica lo mismo en el genotipo. Así, dos caracteres fenotípicos considerados como homólogos pueden estar siendo controlados por genes distintos (Wagner, 1989). En consecuencia, se produce una ausencia de correspondencia entre los niveles de organización anatómica y genética. Éste es un problema muy extendido en muchos estudios filogenéticos en distintos tipos de organismos, pero su gravedad puede mitigarse mediante un estudio comparado de los resultados obtenidos de aplicar ambas metodologías. Por otra parte, la homología en los caracteres moleculares no es fácil de detectar. La alineación de las secuencias es, fundamentalmente, una hipótesis de homología de cada uno de los caracteres.

La independencia de los caracteres, la segunda de las premisas previas al análisis filogenético, es difícil de asegurar cuando se estudian caracteres morfológicos. El problema reside en la dificultad de asignar patrones de covarianza entre caracteres así como en el criterio subjetivo del propio investigador en la elección "a priori" de esos caracteres. Además, las variaciones observadas en el fenotipo pueden ser debidas a componentes ecológicos o etológicos (Garland y Carter, 1994) o pueden ser el resultado de fenómenos sencillos pero "con efectos en cascada" (Akam *et al.*, 1994).

Se ha seguido un criterio conservador y así, en lugar de disgregar al máximo en distintas unidades taxonómicas a todas las variaciones observadas entre poblaciones, se han agrupado éstas considerando las particularidades poblacionales de un único modelo general de especie. Como consecuencia, se ha evitado deliberadamente el empleo del término subespecie o variedad, de uso común en los estudios taxonómicos en malacología. Es indudable su posible utilidad operativa (Mayr, 1963; Ayala y Valentín, 1979), pero también puede producir el efecto contrario al deseado al originar más confusión con la creación de muchos términos nuevos (Futuyma, 1979). Por otra parte, no se puede afirmar que estas diferencias morfológicas observadas cumplan todas las condiciones propuestas para una subespecie (Rolán-Alvarez *et al.*, 1995) ni, como apuntan algunos autores, que se trate de un paso intermedio en el proceso de especiación (Ayala y Valentín, 1979). En suma, se considera únicamente a la especie como una entidad biológica "real" y cualquier intento de clasificación en rangos superiores o inferiores a la misma responden a la necesidad de sistematizar el conocimiento de la diversidad observada. Al mismo tiempo, se reconoce que los géneros son agrupaciones artificiales de especies asociadas a la aparición de una o más novedades morfológicas o fisiológicas. Los cambios derivados de estas radiaciones adaptativas generan nuevos nichos en donde se agrupan las especies en función de sus caracteres comunes.

El tamaño del cuerpo de los hidróbidos es uno de los determinantes biológicos claves para comprender su funcionamiento y determinar su papel ecológico. La miniaturización es un proceso más frecuente en los invertebrados que en los vertebrados y consiste en la tendencia a la pérdida de sistemas orgánicos completos como una consecuencia o un pre-requisito de una extrema reducción del tamaño. Por otra parte, la heterocronía es uno de los procesos que juega un importante papel en la progresiva reducción, simplificación o pérdida de elementos que tiene lugar a medida que avanzamos desde grupos mas primitivos a otros más derivados. Los efectos de uno y otro son aparentemente los mismos, pero la diferencia reside en que, mientras la miniaturización produce un conjunto de caracteres de morfología "adulto" pero de tamaño reducido, la heterocronía genera taxa de pequeño tamaño como consecuencia de la "juvenalización", cuyas estructuras anatómicas están reducidas o simplificadas. Este último fenómeno es el resultado de dos procesos: la paedomorfosis o retención de caracteres juveniles ancestrales por estadios tardíos en la ontogenia de

los descendientes (Gould, 1977), y la peramorfosis o aparición de nuevos caracteres en los descendientes como consecuencia de adiciones a la ontogenia ancestral (Alberch *et al.* 1979). La heterocronía constituye un factor importante en la evolución de los moluscos (Lindberg, 1988) y es la responsable de una gran parte de la homoplasia observada. No es casual, por tanto, que resulte muy difícil asignar polaridad en los caracteres cuando los que definen clados son el resultado de procesos de este tipo (Alberch, 1985; de Queiroz, 1985).

La miniaturización y la heterocronía producen una compleja combinación de rasgos primitivos y derivados y comprenden fórmulas como la reducción y la simplificación estructural, el aumento de la variabilidad y el desarrollo de rasgos morfológicos nuevos (Hanken, 1984; Hanken y Wake, 1993). Se ha sugerido que ambos procesos son los responsables de la evolución que ha experimentado un conjunto muy variado de táxones, así como de la aparición de nuevos táxones y nuevas morfologías (Hanken, 1984; Merilä, 1997). Su aceptación implica una asunción filogenética, es decir, asumir que estos individuos actuales derivan de un ancestro de mayor tamaño. Un importante reto del análisis filogenético se plantea cuando, a results de los fenómenos anteriormente citados, la morfología del adulto es tan especializada (a consecuencia de la reducción, simplificación, la aparición de novedades morfológicas, etc.) que oculta las auténticas relaciones filogenéticas de su grupo. En estos casos, los caracteres obtenidos de los análisis moleculares de las secuencias de ADN de las especies estudiadas en la presente memoria son particularmente necesarios para resolver estas relaciones evolutivas y para superar las limitaciones y complementar los resultados obtenidos del estudio taxonómico de dichas especies.

Un delicado problema que se plantea en todo estudio taxonómico es la definición del concepto de forma, a pesar de que tradicionalmente haya sido el elemento clave en el estudio de la variación intraespecífica (Sundberg, 1989). En cambio, de una manera inadecuada, el tamaño ha sido interpretado frecuentemente como mero "ruido" de este estudio, y apenas ha sido tenido en cuenta. Sin embargo, conviene señalar que un análisis biométrico correcto debería estar basado en el estudio simultáneo de varios caracteres, dado que la selección actúa sobre el fenotipo completo y no sobre un único carácter (Humphries *et al.*, 1981). Los procedimientos habituales utilizados para estudiar el tamaño de un organismo consideran que la talla depende de la combinación lineal de un conjunto de variables agrupadas en lo que se denomina factor (Bookstein, *et al.*, 1985) y que la forma global de un organismo se obtiene combinando el conjunto de variables unidimensionales estudiadas en un espacio multivariante, de forma que se obtenga una serie de funciones lineales que agrupan las variables que realmente están condicionando la morfología de cada organismo. En esta memoria se ha empleado este procedimiento para el estudio de la forma global de la concha por medio de un amplio conjunto de variables. Desde un punto de vista biológico, es de esperar la existencia de correlación entre la talla y la forma, un

concepto denominado alometría que se define como el patrón de covariación entre rasgos morfológicos o entre medidas talla y forma y que no implica la dimensión tiempo (Klingenberg, 1998). Esta idea, sin embargo, se contrapone con la de la heterocronía anteriormente mencionada, que se define como un cambio evolutivo del grado y del tiempo de desarrollo de estos procesos que tiene como un elemento esencial la dimensión temporal.

El objetivo general de la presente tesis es profundizar en el conocimiento de la diversidad biológica y en las relaciones filogenéticas de un grupo de especies de la familia Hydrobiidae en la península Ibérica. Con este fin se han empleado distintas metodologías, lo cual ha permitido abordar al mismo tiempo problemas globales (la clasificación taxonómica y la filogenia) y parciales (a niveles histológico, morfométrico y microestructural). Esta Memoria se estructura en dos grandes apartados independientes pero complementarios. La finalidad de cada uno de ellos se resume a continuación:

- a) La caracterización morfológica de las especies objeto de este trabajo y su clasificación taxonómica. Para ello se presenta una diagnosis general de los caracteres morfológicos que definen a estas especies, junto con un estudio taxonómico detallado de cada una de ellas. Se discute la relación taxonómica de cada especie con sus análogas europeas y, como resultado de lo anterior, se propone una nueva clasificación.
- b) La reconstrucción de la historia evolutiva de un conjunto amplio de poblaciones pertenecientes a las especies anteriormente caracterizadas. Para ello se realiza el estudio parcial de un gen mitocondrial y de las secuencias nucleotídicas obtenidas tras el análisis molecular con el fin de inferir las relaciones filogenéticas de estos táxones. La complejidad de este apartado y su propia singularidad, ha hecho recomendable su tratamiento como un apartado completo e independiente y, por tanto, se han incluido específicamente todos los subapartados habituales (introducción, material y métodos, resultados y discusión).

El análisis conjunto de los resultados derivados de los apartados anteriores permite explorar la congruencia global de los resultados obtenidos del capítulo taxonómico y molecular y, asimismo, estudiar la validez filogenética de los caracteres de uso común en la sistemática de hidróbidos.

II — HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

A continuación se detallan las hipótesis de partida de este estudio y los objetivos del mismo que emanan de ellas. Los derivados del análisis molecular se ampliarán con más detalle en el capítulo correspondiente.

- **Hipótesis 1:** el conjunto de las denominadas “morfoespecies” peninsulares se corresponde realmente con una diversidad taxonómica inédita.

Para comprobar esta hipótesis se realizará un estudio detallado de los caracteres de uso frecuente en los análisis taxonómicos y, al mismo tiempo, se incorporarán otros nuevos o menos utilizados. La caracterización de estos rasgos cualitativos, cuantitativos y métricos permitirá redescubrir los táxones previamente conocidos y contrastar con éstos la información nueva derivada del estudio de dichas “morfoespecies” con el fin de clasificarlos taxonómicamente. También se compararán estos datos con la información disponible de estudios relativos a táxones europeos.

- **Hipótesis 2:** debido al diminuto tamaño de estos organismos, su análisis microestructural debería revelar detalles o caracteres de interés filogenético.

Por este motivo, se estudiarán una serie de caracteres microscópicos de uso frecuente en la sistemática de hidróbidos y se investigarán otros menos corrientes de posible aplicación filogenética.

- **Hipótesis 3:** existe una estrecha relación entre la forma y la función de determinados órganos de la genitalia femenina, uno de los sistemas que contiene un mayor número de caracteres taxonómicos.

Para analizar dicha relación, se estudiará, por medio de la técnica histológica, la ultraestructura de varias zonas de la genitalia femenina que cumplen la función de reservorio espermático. Una vez conocida ésta, se analizarán las distintas estrategias funcionales que adoptan estos táxones, haciendo especial hincapié en aquellos que sufren la pérdida de estos reservorios.

- **Hipótesis 4:** el diminuto tamaño de estos organismos, su simplificación estructural y su escasa abundancia dificulta el estudio de estas especies por los métodos tradicionales y oculta su auténtica diversidad. Este motivo, junto con el hecho de que una parte importante de la información necesaria en los estudios malacológicos procede de material de colecciones, hace necesario el desarrollo de marcadores moleculares idóneos que abran nuevas líneas de investigación en áreas como la taxonomía, la filogenia y la biogeografía.

Uno de los objetivos principales de este trabajo consiste en la identificación de un marcador molecular que permita el estudio de la variabilidad genética de las poblaciones, las especies y los géneros y de sus relaciones evolutivas, así como datar la edad de divergencia de este grupo de especies.

- **Hipótesis 5:** la relación filogenética entre los hidróbidos peninsulares y los europeos es mayor que la descrita hasta la fecha. Esta idea se contrapone con la de endemismo de la fauna peninsular.

El objetivo que emana de esta hipótesis se concreta en tratar de resolver definitivamente la identidad de los géneros *Neohoratia* e *Islamia* a través del estudio comparado de la secuencia genética de una especie representativa de cada uno de ellos; de esta manera, se pretende demostrar la errónea denominación de *Neohoratia* como género endémico de la península Ibérica en favor de la de *Islamia*. Esto representaría la primera cita de *Islamia* en España y la ampliación de su área de distribución en Europa.

- **Hipótesis 6:** la utilidad de algunos de los caracteres morfológicos tradicionales en el establecimiento de relaciones filogenéticas entre táxones depende del nivel de clasificación que se trata (población, especie y género). Una parte importante de los caracteres de uso habitual en la sistemática tradicional en los hidróbidos no puede ser empleada en clasificaciones de rango supraespecífico.

Para detectar los caracteres homólogos se contrastarán los resultados obtenidos en el estudio morfológico y molecular y se trazará después la evolución de los caracteres a lo largo de los árboles filogenéticos obtenidos del análisis molecular.

- **Hipótesis 7:** La distribución geográfica de la fauna peninsular debe ser continua y no fragmentada en puntos aislados.

Para abordar esta hipótesis se recopilará toda la información resultante de los distintos trabajos de recolección relativos al área ibero-balear, lo cual, combinado con la información derivada del estudio sistemático de estas especies, permitirá demostrar la posible existencia de especies con una amplia distribución geográfica, así como constatar la existencia de un cierto flujo genético entre sus poblaciones.

III — MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE MUESTREO Y TIPOS DE HÁBITATS

El área de muestreo en el presente estudio abarca toda la península Ibérica y las islas Baleares. Sin embargo, no se ha hallado ninguna población en estas islas (véase Apéndice 1: tabla y mapas). El trabajo de recolección de moluscos dulceacuícolas, en el que también han participado investigadores del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN) y otros colaboradores, se remonta al año 1982; desde entonces, se han estudiado alrededor de 1.000 localidades. De esta cantidad total, se localizaron poblaciones de alguna de las especies descritas en este trabajo, en 155 (15,5%). La mayoría de ellas son nuevas citas para las especies estudiadas y sólo un porcentaje pequeño había sido citado en trabajos previos (Bofill, 1909; Altimira, 1960; Gasull, 1981; Boeters, 1988; Boeters y Rolán, 1988). Las recolecciones se realizaron durante todas las épocas del año.

Los tipos de medios en donde viven estos hidróbidos son variados: manantiales (Figs. 2A, 2D), ullals (Fig. 2B), desaguaderos con escaso flujo de agua (Fig. 2C), fuentes con caños (Figs. 2E, 3A), pequeños regatos de aguas permanentes (Fig. 3B), acequias (Fig. 3C), balsas (Fig. 3D), cuevas (Fig. 3E) e, incluso, el barro cuando existe una humedad constante (Fig. 3F). Se trata de medios que nunca se desecan totalmente y que mantienen un lento flujo de agua. Estos hidróbidos necesitan vivir en aguas limpias y oxigenadas que dispongan de suficiente vegetación y materia orgánica para alimentarse.

TÉCNICAS DE MUESTREO

La técnica de recolección de hidróbidos requiere de pocos instrumentos (Figs. 4A-B): un conjunto de coladores cuya luz de malla variará en función de la granulometría del substrato; unos pequeños cepillos para el muestreo sobre musgos; una serie de bandejas de longitud y profundidad variable, preferiblemente de color blanco, dado que en un fondo claro destacan con mayor nitidez estos pequeños moluscos; unas pinzas blandas de cobre; un pincel de tamaño mediano; unos botes de plástico y, por último, una nevera portátil para transportar vivos a los ejemplares al laboratorio.

El procedimiento de recolección varía en función del substrato. Si éste es arenoso, se recoge con un colador y, una vez tamizado, se vuelca en una bandeja en donde los ejemplares se separarán uno por uno con la ayuda de pinzas blandas. Si se trata de vegetación acuática y de orilla, ésta se lava manualmente en una bandeja profunda con el fin de despegar los ejemplares de la vegetación. En el caso de que existan ejemplares en las paredes, se despegan manualmente o con un pincel y se recogen después en una bandeja situada inmediatamente debajo. Por último, las piedras se examinan individualmente, recolectando los ejemplares con las pinzas de

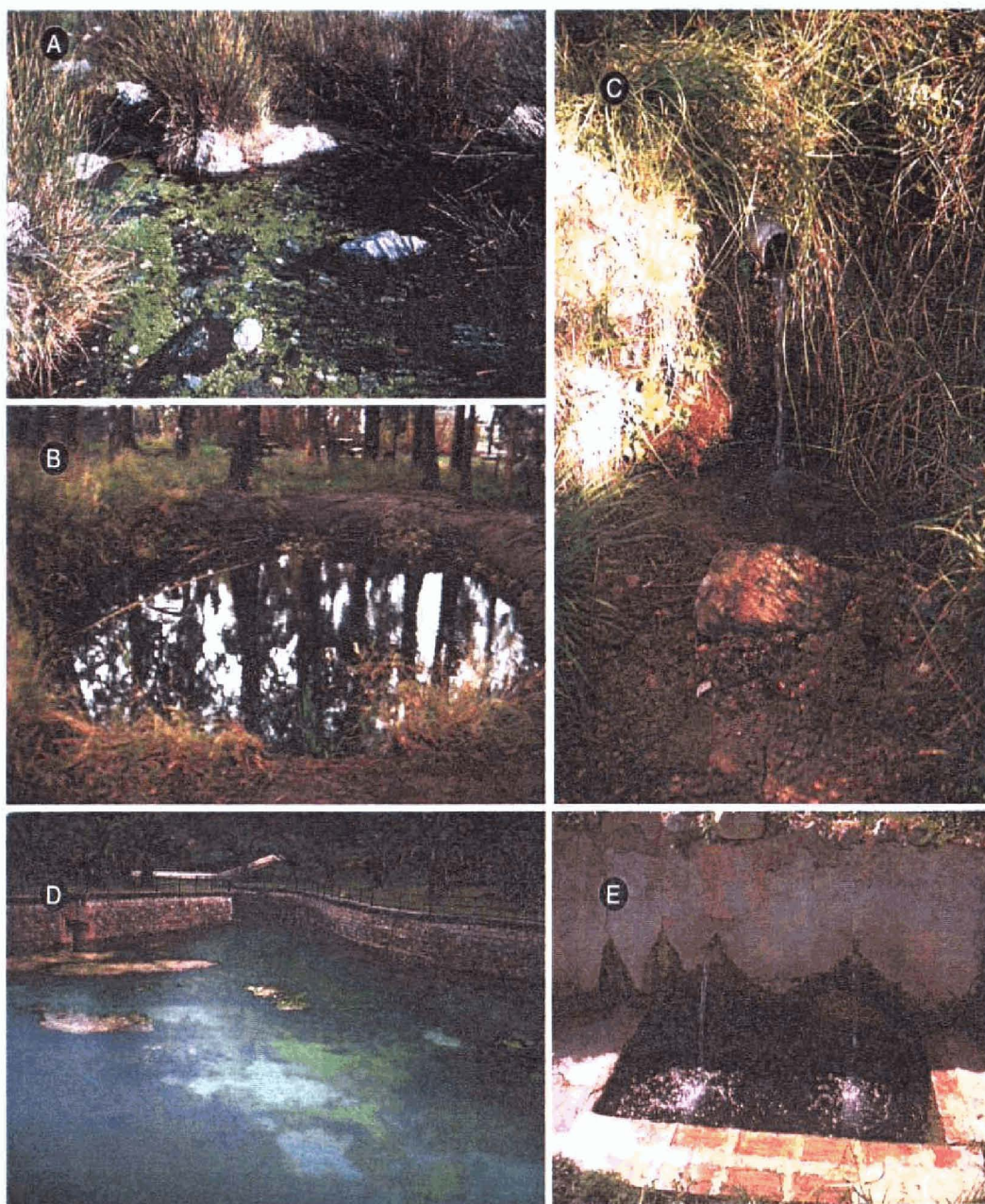


Fig. 2. Tipos de medios. A. Manantial en Padul, Granada. B. Ullal de Baltasar, Amposta, Tarragona. C. Fuente Caroché, Teresa de Cofrentes, Valencia. D. Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón. E. Fuente del Piojo, Almedinilla, Córdoba.

cobre (Figs. 4C-D). De forma ocasional se han encontrado hidróbidos en muestreos realizados en el medio intestinal con el método de Karaman-Chappuis (Chappuis, 1950).

En cada punto de muestreo se elabora una ficha de recolección, con un número de referencia determinado. Estas fichas contienen los datos más significativos de cada punto de muestreo: los geográficos, los relativos al acceso y a la descripción del entorno, el método de recolección, etc. La relación de la fauna acompañante, dato que se incluye como apartado en la descripción de cada una de las especies en la presente memoria, corresponde exclusivamente a moluscos.

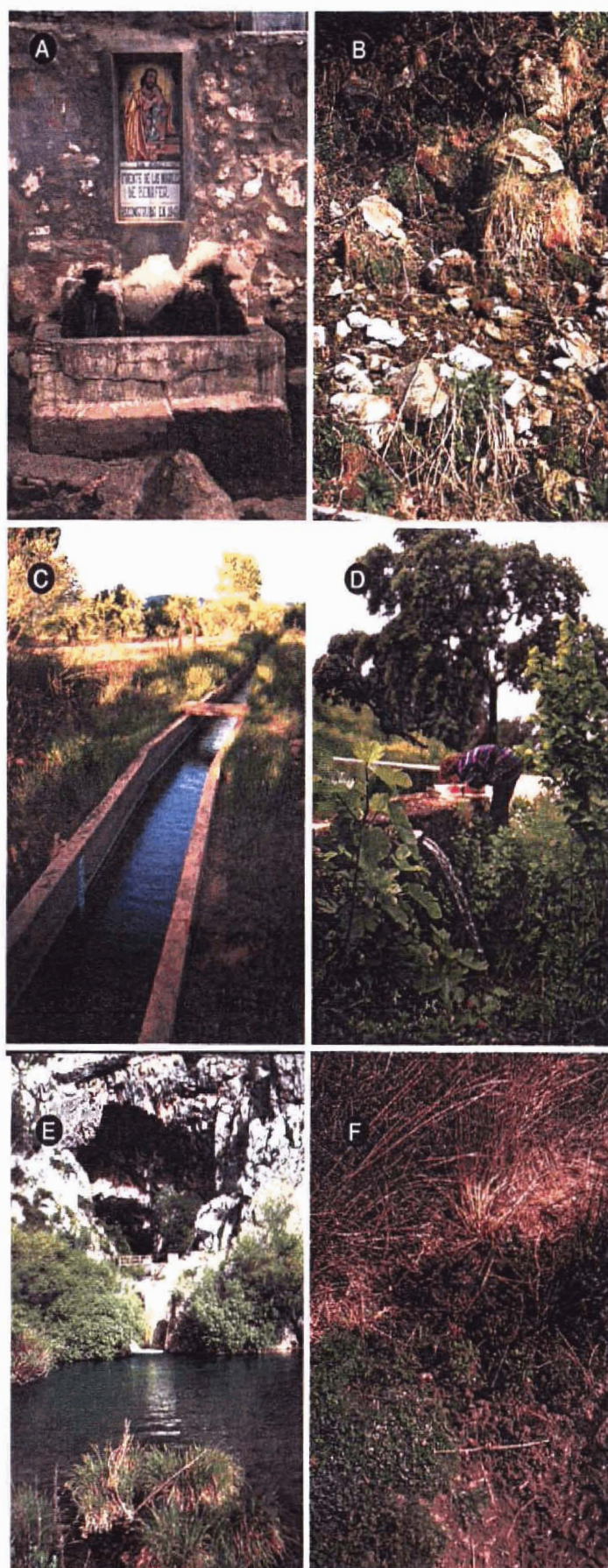


Fig. 3. Tipos de medios. A. Fuente de los Nogales, Benafer, Castellón. B. Fuente Amargosa, Aristot, Lleida. C. Las Aguas, Ayora, Valencia. D. Balsa en el cortijo El Cañajoso, Coripe, Sevilla. E. Cueva del Gato, Benaolán, Málaga. F. Félix, Sierra de Gádor, Almería.

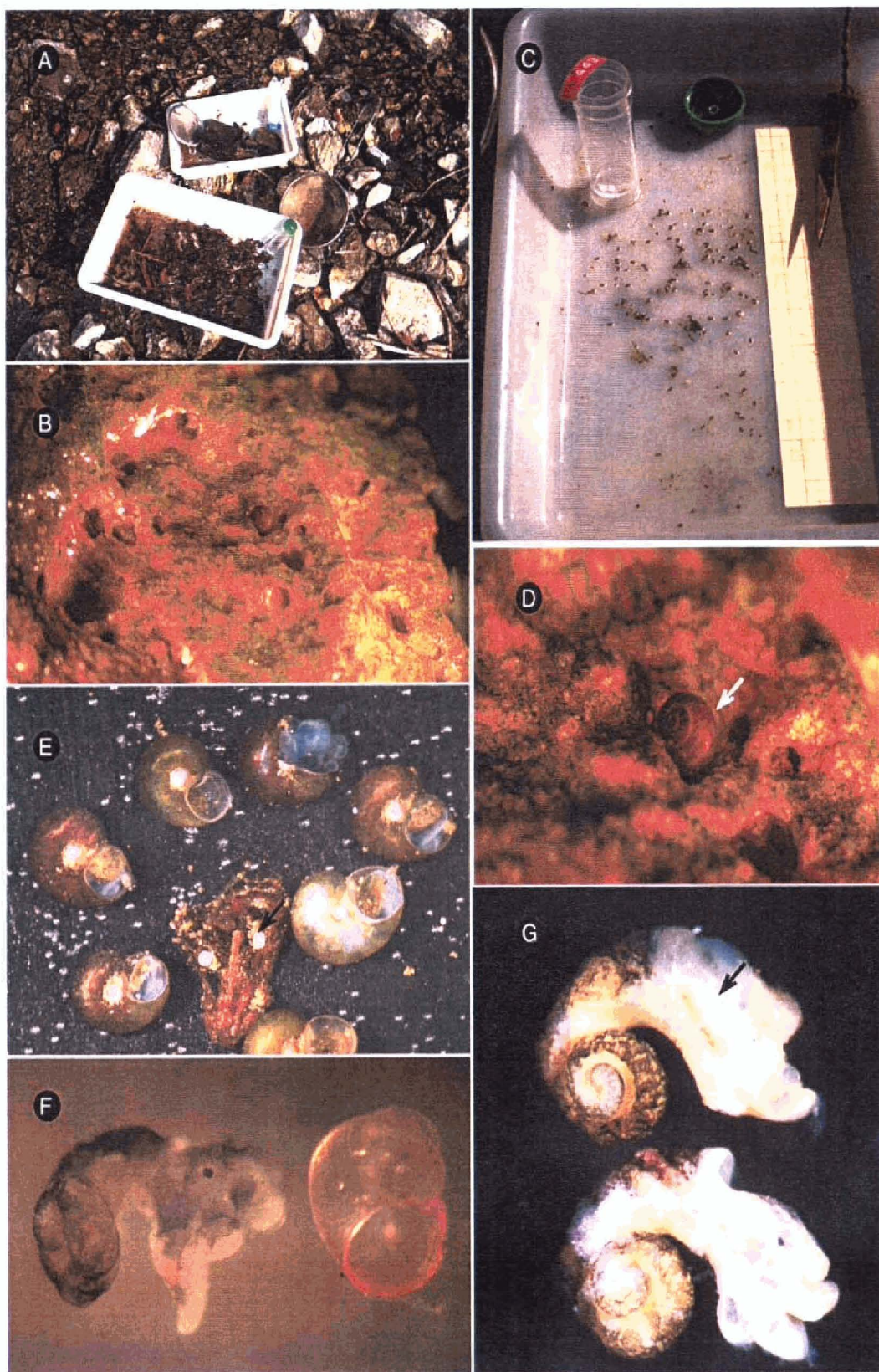


Fig. 4. Herramientas de recolección y ejemplares. A, C. Instrumentos de recolección. B, D. Ejemplares recolectados en piedras. E. Ejemplares con cápsulas ovígeras en el ombligo de la concha y semilla con puestas (flecha). F. Ejemplar extraído de la concha. G. Macho y hembra sin concha; la flecha señala al pene del macho.

Todo el material recogido es etiquetado para su estudio, catalogado e incorporado a la colección del MNCN. Las coordenadas UTM se obtuvieron a partir de los mapas del Servicio Geográfico del Ejército (SGE), escalas 1: 50.000, 1: 100.000 y 1: 200.000.

Conviene aclarar que no se ha realizado un estudio sistemático de las características físico-químicas de la calidad del agua de todas las localidades de recolección, sino que más bien se han llevado a cabo muestreos puntuales de las mismas. Por ello, los valores obtenidos no son indicativos de las preferencias ecológicas de cada especie. Las medidas de temperatura ($\pm 0,5^{\circ}\text{C}$), pH ($\pm 0,1$ pH), oxígeno disuelto ($\pm 1,0$ mg/l) y turbidez (± 20 ppm) del agua fueron tomadas con una sonda Horiba modelo U-7. La conductividad ($\mu\text{S} \pm 0,3\%$) se midió con un conductímetro Crison modelo 523. El calcio, la alcalinidad, la dureza de carbonatos y la dureza total se examinaron *in situ* con "kits" Merk de Aquamerck.

MATERIAL DE ESTUDIO

El material estudiado en el presente trabajo está formado, en primer lugar, por el material tipo perteneciente a las colecciones de varios museos europeos; en segundo lugar, una muestra procedente de la colección particular del profesor Boeters; y, en tercer lugar, el obtenido de las colecciones anteriormente mencionadas. Para todos los géneros y especies que se mencionan a lo largo de la presente memoria, los autores y años se detallan en el Apéndice 1. La relación de las instituciones, sus acrónimos, los particulares que han cedido material tipo y los museos en los que se han depositado los ejemplares son las siguientes (Tabla 1):

Tabla 1. Colecciones citadas en el presente estudio.

BOE	colección particular del Prof. H. D. Boeters
CER	colección particular del Dr. E. Rolán
CZL	Centro de Zoología, Lisboa
IBCICL	Centro de Investigaciones Científicas, Academia de Ciencias y Artes Eslovenas, Instituto de Biología, Ljubljana
MNCN	Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, París
MZUF	Museo Zoologico "La Specola", Florencia
MHNG	Museo de Historia Natural de Ginebra
NNM	National Museum of Natural History, Leiden
NMW	Naturhistorisches Museum, Vienna
SMF	Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt

IV — ESTUDIO TAXONÓMICO

MATERIAL Y MÉTODOS. PREPARACIÓN Y ESTUDIO DEL MATERIAL BIOLÓGICO

Los ejemplares colectados se conservan vivos en recipientes de plástico que contienen agua de su localidad de origen y se transportan hasta el laboratorio en una nevera con hielo. Dependiendo de su finalidad, los ejemplares se preparan según diferentes métodos:

- a) anestesia y fijación en etanol para su estudio anatómico en el estereomicroscopio
- b) anestesia y fijación en glutaraldehído para estudiar sus características anatómicas en el microscopio electrónico de barrido
- c) congelación en nitrógeno líquido o en un congelador a -76°C con el fin de analizar su composición genética (véase Material y métodos del capítulo V)
- d) anestesia y fijación en Bouin para su estudio histológico.

El uso del anestésico contribuye a que la posterior fijación del ejemplar sea más eficaz, toda vez que el animal una vez anestesiado tiende a quedar relajado fuera de la abertura de la concha favoreciendo así la entrada del fijador al interior de ésta; de esta forma, además, se consigue conservar mejor la forma y el tamaño originales de los órganos internos. De acuerdo con Araujo *et al.* (1995), el mentol es el anestésico más eficaz, rápido y cómodo de todos cuantos han sido ensayados con los hidróbidos. El procedimiento concreto utilizado consiste en verter una pequeña cantidad de cristales de mentol sobre la superficie del agua (con la precaución de que el exceso de mentol no mate los ejemplares), conservando la muestra en frío (4°C), circunstancia que, si bien retrasa el efecto anestésico, permite un control más seguro del estado vital de los ejemplares. El tiempo necesario para la total relajación de éstos oscila entre las 12 y las 36 horas.

Una vez que el ejemplar se encuentra relajado se anotan y se dibujan ciertos caracteres externos significativos que desaparecerán cuando posteriormente sea fijado el material. Estos caracteres son: la pigmentación de la cabeza; la forma, pigmentación y tamaño del pene; la existencia de gránulos refringentes de color blanco en los tentáculos y la coloración del pie y la concha. A continuación, o bien se fijan los ejemplares directamente en etanol al 70%, o bien se extrae su cuerpo parcial o completamente (Figs. 4G-H) y se fija en Bouin o glutaraldehído para su posterior estudio histológico o microestructural, respectivamente.

Conchas, opérculos y rádulas

Estudio macroscópico

La información recogida durante el trabajo de muestreo se ha complementado en el laboratorio estudiando en un estereomicroscopio características conquiológicas generales como la pigmentación, la forma de la abertura, etc. Las conchas se dibujaron con una cámara clara. Por otro lado, el diminuto tamaño de los opérculos sólo permitió estudiar unos pocos caracteres: coloración, morfología, grosor, etc. La mayoría de la información de las conchas y los opérculos se obtuvo tras su estudio en el microscopio electrónico de barrido (MEB).

Estudio microscópico: microscopio electrónico de barrido (MEB)

Para el estudio detallado de los caracteres conquiológicos, operculares y radulares es necesario recurrir al MEB dado el diminuto tamaño de las especies estudiadas. El periostraco y todas las deposiciones orgánicas e inorgánicas se eliminaron sumergiendo las conchas en hipoclorito sódico diluido al 5% durante aproximadamente 24 horas. Posteriormente, las conchas se montaron sobre un soporte metálico y se recubrieron con una fina capa de oro (10-15 nm) en un metalizador Bio-Rad SC515 con una etapa de Peltier, para asegurar una temperatura de 4°C durante el proceso de metalización. La observación de las muestras se realizó por medio de un microscopio electrónico de barrido Philips XL20. Con este método no es posible eliminar las diatomeas y los demás microorganismos que están originalmente adheridos a las conchas y los opérculos.

Los depósitos orgánicos de la rádula y el opérculo fueron digeridos con potasa (KOH) diluida en agua destilada. Para evitar el deterioro de estas estructuras se requiere un seguimiento continuo de este proceso ya que una sobreexposición a la potasa incrementa su fragilidad pudiendo llegar, incluso, a quebrarse. A continuación, las muestras se lavan repetidas veces en agua destilada para eliminar los restos de potasa.

Los ejemplares tipo no se sometieron a ningún tratamiento previo a su estudio en el MEB. Asimismo, algunos ejemplares recolectados tampoco fueron limpiados antes de ser metalizados con el fin de observar la concha en estado natural y la naturaleza de los elementos que la recubren.

Anatomía

Estudio macroscópico

Con el fin de estudiar la anatomía de los ejemplares colectados, se elimina en primer lugar la parte calcárea de la concha. El pequeño tamaño de estos gasterópodos no per-

mite quebrar la concha con unas pinzas sin dañar alguna parte del cuerpo. Para ello, se sumerge la concha en una dilución de EDTA (ácido etilendiaminotetracético) al 5% en agua destilada. Con este tratamiento permanece el periostraco y la matriz orgánica de la concha que pueden ser fácilmente eliminados. El tiempo transcurrido hasta la eliminación de la concha puede variar mucho. En el caso del grupo estudiado oscila entre las 3 y las 20 horas. Los ejemplares, una vez eliminada la concha, son diseccionados en agua sobre placas Petri que contienen una mezcla sólida de parafina, cera y carbón activo (Davis, 1967). Esta mezcla confiere a la placa un color negro que permite obtener un mayor contraste y facilita la disección de los ejemplares. Su textura cerúlea permite además utilizar alfileres finos o minucias para la disección. Se ha empleado un estereomicroscopio Olympus SZH10 con ocular 15x con un aumento máximo de 105x. Los dibujos se realizaron inicialmente a través de una cámara clara. Una cámara fotográfica Olympus SC35 y un vídeo-printer conectado a un monitor Sony y a una cámara de vídeo Cannon permitieron observar y fotografiar algunos detalles.

En ciertos casos es necesario añadir algún colorante a la muestra que se está diseccionando para resaltar determinadas estructuras, como el sistema nervioso. En este caso se añaden unas gotas de Bouin al agua de disección de la placa Petri. En ocasiones, el pene y parte de la genitalia femenina se separan en la lupa, se tiñen con colorantes vitales (eosina y azul de metileno) y se montan directamente sobre un portaobjetos para visualizarlos y dibujarlos en un microscopio SV8 Zeiss que lleva acoplado una cámara clara.

Los juveniles de una de las especies estudiadas (*Islamia pallida*) se recolectaron y mantuvieron vivos en una incubadora con el fin de observar su velocidad de crecimiento. Este experimento se detalla en la descripción correspondiente a dicha especie.

Estudio microscópico

Microscopio electrónico de barrido (MEB). Para el estudio de los ejemplares en el MEB se fijaron en una solución de glutaraldehído, tampón fosfato y agua bidestilada durante 24 horas. En 100 ml, la proporción de cada elemento fue: 53 ml de agua bidestilada, 17 ml de glutaraldehído y 30 ml de tampón fosfato. El tampón fosfato (0,2M) se obtiene de la siguiente dilución: fosfato monosódico ($\text{NaHPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$): 6,41 g + fosfato disódico ($\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$): 96,5 g + agua destilada hasta alcanzar un volumen final de 1.000 ml. Todo ello se ajusta a un pH aproximado de 7,2 añadiendo progresivamente sosa (NaOH). Transcurridas 24 horas, es necesario hacer tres o cuatro lavados de la muestra con agua bidestilada. Posteriormente se deshidrata gradualmente sumergiendo la muestra en etanol al 10%, 30%, 50%, 70% y 100% permaneciendo 15 minutos en cada paso y, por último, se sumerge la muestra en acetona al 100%.

A continuación se aplicó la técnica del punto crítico en un "Bio-Pad 3000 unit" que consiste en introducir CO₂ líquido a una presión de 70 bares de forma que sustituya a la acetona. Este gas es eliminado a continuación hasta alcanzar la presión ambiente. La muestra en seco se monta sobre unos soportes de aluminio y se metaliza siguiendo el mismo método utilizado con las conchas, las rádulas y los opérculos.

Histología. Los ejemplares que han sido estudiados histológicamente proceden en su mayoría de muestras fijadas y conservadas en etanol. El recurso a este tipo de muestras ha planteado dificultades adicionales, pues, como es sobradamente conocido, el etanol no es un buen fijador para realizar estudios histológicos.

Se han utilizado animales a los que previamente se les ha eliminado la concha con EDTA con el procedimiento anteriormente descrito. Posteriormente se realizaron una serie de deshidrataciones sucesivas en etanol a diferentes concentraciones: sucesivamente, 10 minutos al 30%, 50%, 80% y 90%, y, finalmente, una hora al 95% y 100% de concentración. Una vez que cada ejemplar fue completamente deshidratado, se sumergieron en bencilbenzoato (C₁₄H₁₂O₂, M= 212,25 g/mol), con el fin de eliminar cualquier resto de etanol del tejido. Cuando este proceso se ha completado, el cuerpo del animal se precipita al fondo de la cápsula. Este proceso se repitió dos veces para asegurar la total eliminación del etanol. A continuación, el ejemplar se introdujo en tres o cuatro baños de paraplast caliente para eliminar cualquier resto de bencilbenzoato y se mantuvo sumergido en esta sustancia alrededor de 14 horas en una estufa a una temperatura de 58°C. Transcurrido este tiempo, con esta cera se construyó un molde donde se incluyó el animal. Después de tallar el molde, se realizaron cortes seriados en sentido antero-posterior a 4-6 µm de grosor, utilizando un microtomo Leica RM 2045. Se han empleado dos métodos diferentes de tinción: hematoxilina-eosina de Carazzi y Azán. Las preparaciones se montaron con DPX-Mountain y se dejaron secar durante 24 horas antes de limpiarlas y de etiquetarlas.

Las preparaciones se estudiaron con un microscopio Zeiss provisto de oculares (x10) y objetivos de 2,5x, 10x, 16x, 40x, 65x y 100x. Se obtuvieron imágenes inmediatas utilizando un vídeo-printer conectado a un monitor Sony y a una cámara de vídeo Cannon. Las fotografías de las preparaciones histológicas se hicieron con un fotomicroscopio Carl-Zeiss.

Morfometría

Morfometría de los caracteres conquiológicos, operculares y radulares.

Se han estudiado 12 caracteres de la concha en el estereomicroscopio (Figs. 5A-D). Dependiendo de la abundancia de la muestra se midieron un número variable de

individuos por población (al menos 30 individuos en muestras con un número suficiente de ejemplares). Las conchas escogidas son de individuos adultos, es decir, de aquellos que presentan una concha con abertura completa. Estos ejemplares no pudieron ser sexados y medidos separadamente, ya que esto hubiera implicado la rotura parcial de su concha. Estas medidas se tomaron en una placa Petri con un trozo de goma adhesiva pegado a su base que permite fijar momentáneamente la concha a la placa y orientarla en la posición deseada. El número de vueltas de espira de la protoconcha y teleoconcha se contaron siguiendo el método de Solem (1976) y Burch (1982) (Fig. 5C).

En relación al opérculo se consideraron seis variables (Figs. 5E-F) que se midieron con el MEB. Se han incluido los índices SL/SW y OL/OW ya que describen con más claridad la forma general de la concha y del opérculo.

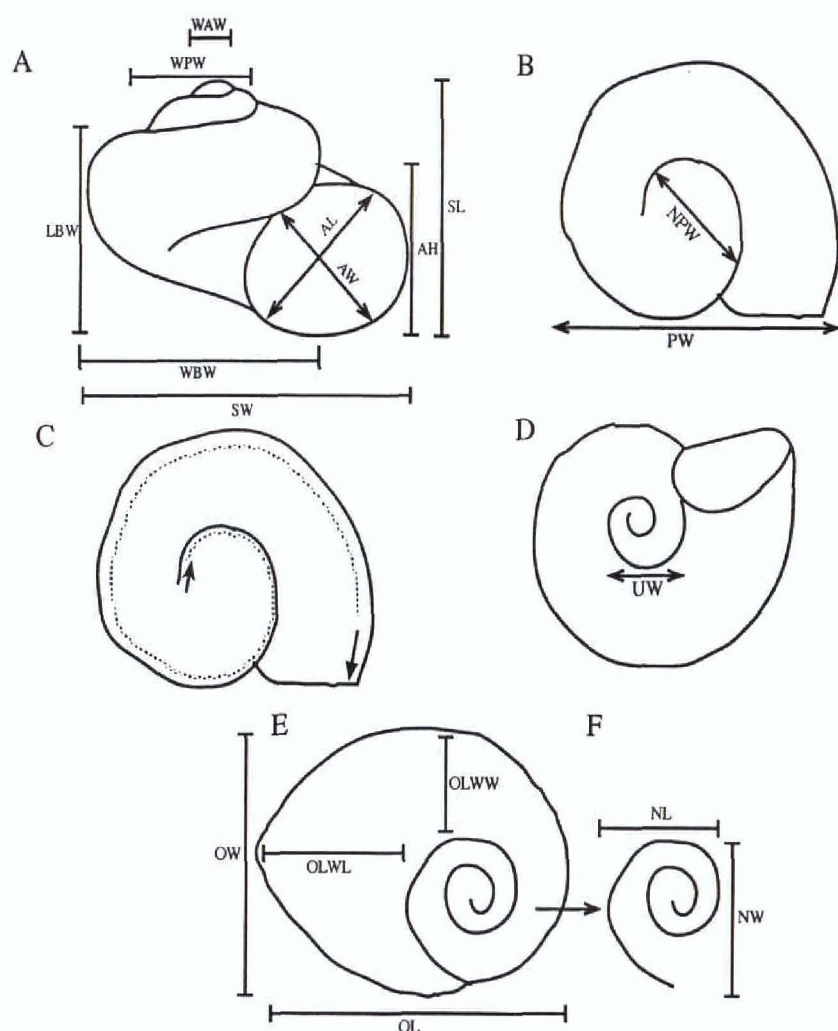


Fig. 5. Medidas de la concha, la protoconcha y el opérculo. A. Vista frontal de la concha. B. Protoconcha. C. Método de medición de la protoconcha y la teleoconcha (Solem, 1976; Burch 1982). D. Vista inferior de la concha y medida del ombligo. E, F. Medidas del opérculo y de su núcleo. Abreviaturas en este capítulo, apartado 1.4.

Morfometría de los caracteres anatómicos

Es importante reseñar que las observaciones que se han hecho de los distintos táxones de este grupo, salvo caracteres externos tomados en ejemplares vivos, proceden de ejemplares fijados en etanol al 70%. No todas las poblaciones han sido anestesiadas antes de ser fijadas de forma que existe cierta variabilidad en las mediciones de los diferentes órganos respecto a los valores reales (el referido a los ejemplares vivos). Esto es debido a que en animales fijados con antelación en alcohol, los órganos y partes blandas presentan un considerable grado de contracción muscular que altera no solo el tamaño sino también, ligeramente, su morfología. Los datos que se refieren a la orientación del cuerpo como izquierda, derecha, ventral, dorsal, anterior, posterior, etc., son los utilizados por Fretter y Graham (1994). Se utilizan criterios uniformes en todas las especies para obtener los correspondientes datos morfométricos. Estos criterios son (Fig. 6):

- La anchura y altura del osfradio se miden sobre dicho órgano excluyendo siempre al ctenidio (Fig. 6A).
- La longitud de la cavidad paleal es la línea paralela al eje de la cabeza que va desde el extremo anterior o borde del manto hasta la pared de la misma.
- La medida de la anchura del estómago incluye también el esófago (Fig. 6B).
- En las especies en las que el saco del estilo no sobresale por detrás del lazo intestinal y dada la dificultad en la separación de ambas estructuras, hemos tenido en cuenta el grosor de este último a la hora de medir la longitud del saco del estilo.
- La longitud de la rádula se mide en relación a la de la concha (Hershler y Ponder, 1998). Los estados de carácter generados son tres: rádula corta (<15% de la longitud de la concha); rádula mediana (20-30% de la longitud de la concha) y rádula larga (> 40% de la longitud de la concha).
- El oviducto paleal y la próstata se miden en línea recta (siguiendo su eje mayor) sin tener en cuenta la ligera curvatura que forman (Figs. 6C, F).
- La anchura del lóbulo peneal se mide hasta la base del mismo (Fig. 6D) y la del pene se mide en su zona media y en ningún caso se mide la anchura de la base al encontrarse ésta muy sesgada por la posición flexionada que adopta el pene tras la fijación.
- La longitud total de la cabeza es la distancia desde el morro hasta la base del pene, aproximadamente (Fig. 6E).
- La longitud y anchura de la bursa copulatrix, su conducto y los receptáculos seminales se miden como se indica en la figura 6G.

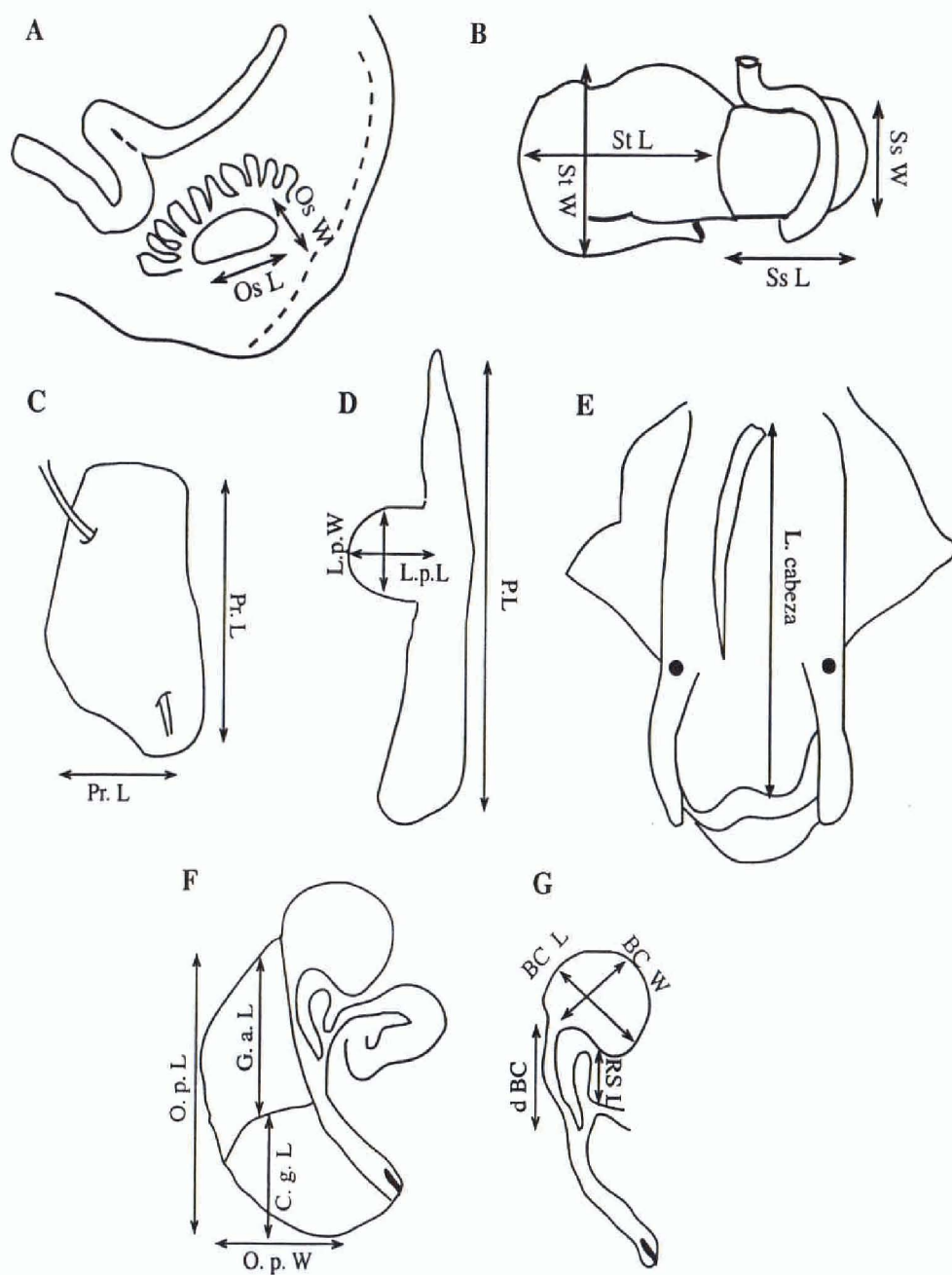


Fig. 6. Morfometría de los caracteres anatómicos. A. Sistema respiratorio y osfradio. B. Estómago y saco del estilo. C. Próstata. D. Pene. E. Medida de la longitud del pene respecto a la de la cabeza. F y G. Sistema genital anterior femenino. Abreviaturas en este capítulo, apartado 1.4.

Análisis estadístico

Para el estudio estadístico de los caracteres mencionados, se realizan dos tipos de análisis: por un lado se calcula la estadística descriptiva y, por el otro, se realiza un análisis discriminante.

Estadística descriptiva

Todos los datos obtenidos tras medir las variables anteriores se han estandarizado y se ha calculado el valor medio, la desviación estándar y el coeficiente de variación para cada una de ellas. De esta manera se ordenan todos los datos para realizar comparaciones entre las distintas poblaciones de cada especie. La desviación estándar es una medida de la variabilidad de un carácter o, lo que es lo mismo, de la dispersión de su distribución de probabilidad. El coeficiente de variación es un parámetro que "corrige" al anterior y expresa la magnitud de la dispersión de una variable aleatoria con respecto a su valor esperado, es decir, es una medida estandarizada de la variación con respecto a la media. Estos datos se adjuntan en tablas a la descripción correspondiente a cada especie. En algún caso se ha realizado, con las variables conquiológicas, un análisis de la varianza para evaluar la implicación de cada variable en las diferencias observadas entre poblaciones y especies. En estos casos se realizó un test "post hoc" de Scheffe que analiza la diferencia significativa entre todos los pares de medias con un nivel de probabilidad del 5% ($\alpha = 0,05$). En el caso de los caracteres anatómicos, no se ha realizado ningún análisis de la varianza debido al bajo tamaño muestral (n) que se dispone.

Análisis discriminante. Este método permite estudiar qué caracteres son importantes en la separación de especies, ya que maximiza las diferencias entre las especies y, al mismo tiempo, minimiza la variación intraespecífica. Los resultados de este análisis son tres: a) la obtención de las funciones discriminantes, b) la jerarquización de los caracteres en función de su poder discriminatorio y c) la construcción de las funciones de clasificación.

- a) Las funciones discriminantes ("root") obtenidas son funciones lineales, independientes de las variables originales y que definen un espacio multivariante donde está representado cada individuo (Footitt y Sorensen, 1992). Dichas funciones están dadas en orden decreciente en cuanto a su poder discriminatorio. Su significación estadística se contrasta con un test de la χ^2 (Tatsuoka, 1971) y se evalúa utilizando el test estadístico " λ de Wilk". Este test equivale a una F-multivariante (MANOVA) y es el resultado de la relación de la varianza "entre-grupos" derivada de los datos y la media de la varianza "intragrupal". Su valor equivale al porcentaje de la varianza de los datos que no se debe a diferencias entre especies y oscila entre 0 (discriminación perfecta) y 1 (ausencia de discriminación).
- b) Este análisis muestra cuales son los caracteres de mayor peso en la discriminación entre especies, lo que se comprueba mediante los coeficientes estandarizados, es decir, los coeficientes de los caracteres originales en cada una de las funciones discriminantes. De esta manera, cuanto mayor sea el valor de este coeficiente para un carácter dado, mayor será la importancia de este carácter.

- c) Las funciones de clasificación permiten identificar de una forma objetiva a cada individuo con la especie a la que pertenece. De esta forma, un ejemplar concreto será clasificado en aquella especie para la que presente los valores de función más altos. El porcentaje de individuos correctamente clasificados (es decir, asignados a su especie correspondiente) es una medida del valor diagnóstico del conjunto de los caracteres estudiados (Footitt y Sorensen, 1992).

En el análisis discriminante se estudiaron sólo las variables conquiológicas. Debido a las características propias de cada especie, en algunas de ellas es posible estudiar su variabilidad interpoblacional, mientras que en otras, sólo está representada una población. Los resultados de estos análisis se muestran en un apartado contiguo a la descripción de cada género y permiten realizar una interpretación "biológica" del conjunto de los datos, así como mostrar, en un espacio multidimensional, la similitud global de unas especies respecto a otras. Cada población está comprendida en una elipse que representa un intervalo de confianza del 95%.

Abreviaturas

VARIOS			
CV	Coefficiente de variación	C.v.	Canal ventral
DFA	Análisis discriminante	dBC	Conducto de la bursa copulatrix
L	Longitud	Di	Glándula digestiva
MEB	Microscopio Electrónico de Barrido	d.l.	Dentículo lateral del diente central
SD	Desviación estándar	dRS	Conducto del receptáculo seminal
W	Anchura	G.a.	Glándula del albumen
		Ge	Epitelio germinal
		H	Hepatopáncreas
		K	Riñón
CONCHA		Int	Intestino
AH	Altura de la abertura (longitud máxima tomada paralela al eje de la concha)	Lb	Lengua basal del diente central
AL	Longitud de la abertura (diámetro máximo)	Lp	Lóbulo peneal
AW	Anchura de la abertura (perpendicular al eje AL)	m.lat.	Margen lateral del diente central
LBW	Longitud de la última vuelta (longitud máxima desde la sutura entre la penúltima y última vuelta hasta el borde inferior de la abertura)	m.s	Margen superior del diente central
NSW	Número de vueltas de espira	Oes	Esófago
NPW	Anchura del núcleo de la protoconcha	Op	Oviducto paleal
PW	Anchura de la protoconcha	Os	Osfradio
SL	Longitud de la concha (longitud máxima siguiendo el eje de la concha)	Ov	Ovario
SW	Anchura de la concha (anchura máxima de la concha siguiendo su eje)	Ovr	Oviducto renal
UW	Anchura del ombligo	P	Pene
WBW	Anchura de la última vuelta	Pr	Próstata
WPW	Anchura de la penúltima vuelta	Pvd	Vaso deferente posterior
		R	Recto
		Ri	Riñón
		RS	Receptáculo seminal
		Sp	Espermatozoides
		Ss	Saco del estilo
		St	Estómago
		T	Testículo
		Vs	Vesícula seminal
OPÉRCULO		COLECTORES	
NL	Longitud del núcleo del opérculo	A. B.	A. Bertrand
NW	Anchura del núcleo del opérculo	A. C.	A. Camacho
OL	Longitud del opérculo	B. A.	B. Arconada
OLWL	Longitud de la última vuelta del opérculo	C. A.	C. Álvarez
OLWW	Anchura de la última vuelta del opérculo	C. N.	C. Noreña
OW	Anchura del opérculo	D. B.	D. Buckley
		D. M.	D. Moreno
		E. R.	E. Rolán
		G. T.	G. Tapia
		J. A.	J. Astigarraga
		J. B.	J. Bedoya
		J. M. R.	J. M. Remón
		J. R.	J. R. Roca
		J. T.	J. Templado
		L. B.	L. Bragado
		N. M.	N. Martín
		R. A.	R. Araujo
		S. J.	S. Jiménez
ANATOMÍA			
Avd	Vaso deferente anterior		
BC	Bursa copulatrix		
b.d	Base del diente central		
c	Cilios		
c.b	Cúspide basal del diente central		
c.c.	Cúspide central del diente central		
c.d.	Cara del diente central		
C.g.	Cápsula glandular		
Cl	Músculo columelar		
c.p.	Cámara posterior del estómago		
Ct	Ctenidio		

RESULTADOS

DIAGNOSIS GENERAL

La complejidad morfológica que encierra la familia Hydrobiidae y su gran diversidad taxonómica han despertado entre los investigadores dedicados a su estudio la necesidad de emplear un lenguaje común con el fin de uniformar la terminología empleada. Por este motivo hemos seguido lo más fielmente posible un trabajo reciente de Hershler y Ponder (1998), en el que se realiza una revisión exhaustiva de todos los caracteres morfológicos de esta familia, definiéndolos y categorizándolos para su posterior utilización en el análisis filogenético. Esta es la razón por la cual a lo largo de todo este epígrafe dicho trabajo aparecerá citado reiteradamente.

Concha. A grandes rasgos se podrían definir al menos tres grupos de especies en función de la forma general de su concha: 1) un conjunto muy heterogéneo de especies de conchas planispirales (Taylor, 1966) que presentan morfologías muy aplanadas, más anchas que altas, y cuya especie más representativa sería *Islamia schuelei* (Fig. 7A); 2) especies que presentan conchas prácticamente tan altas como anchas, voluminosas y de formas variables, fundamentalmente en relación a la posición y la forma de la abertura; este segundo tipo de conchas, propias de *Tarraconia gasulli*, *Chondrobasis levantina*, *Boetersiella sturmi*, *B. davisi* y *Actenidia baetica*, se denominan troquiformes-deprimidas o valvatiformes (Radoman, 1983) (Fig. 7B); 3) conchas altas y estrechas, clasificadas como troquiformes y ovaladas-cónicas (Ponder *et al.*, 1989; Hershler y Thompson, 1992), como son las del norte de la Península *Pseudohauffenia azarum* e *Islamia globulus*, respectivamente (Fig. 7C).

La longitud de la protoconcha varía en las distintas especies. Todas ellas poseen una microescultura punteada o perforada homogéneamente que destaca clara-

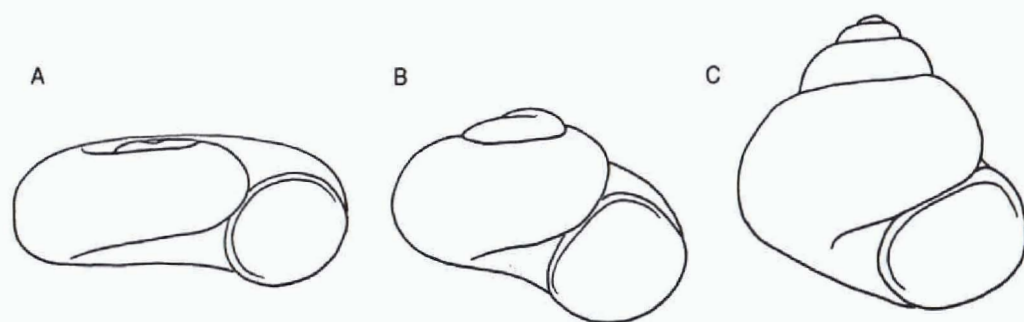


Fig. 7. Tipos de conchas. A. Planispiral. B. Deprimida troquiforme o valvatiforme; C. Troquiforme. Según Hershler *et al.* (1998).

mente de la escultura de la teleoconcha, la cual se compone de una microescultura axial formada por suaves líneas de crecimiento convexas y longitudinales. Las conchas poseen el periostraco de color amarillo-transparente y se puede distinguir con claridad la microescultura de la protoconcha y la teleoconcha. Las poblaciones de algunas especies presentan unas conchas "muy limpias" pero, por el contrario, otras presentan conchas con una gran cantidad de deposiciones de naturaleza inorgánica y orgánica, como diatomeas (Fig. 8A) y microalgas.

La abertura de la concha o peristoma es completa. La morfología del labio externo de la abertura varía entre las especies de este grupo. Así, encontramos formas sinuosas de tipo adapical (Figs. 19B, G, H) y conchas con una variz próxima al labio externo (Figs. 76B, E) (Hershler y Ponder, 1998). La abertura puede ser oval o redondeada, en ocasiones apuntando hacia la región umbilical (Fig. 14D). El labio externo de la abertura es fino. En algunas especies el labio interno está engrosado y puede hallarse más o menos replegado sobre el ombligo. El diámetro de éste es mayor en aquellas especies que presentan conchas más achatadas. En el ombligo se observa, en ocasiones, una cápsula ovígera, raramente más de una, que contiene un embrión, característica que se presenta en machos y hembras.

Opérculo. El opérculo se une a la superficie dorsal del pie. Es córneo, ovalado o redondeado, blando, paucispiral (i.e.: con pocas vueltas de espira) y presenta un núcleo subcentral o central (Hershler y Ponder, 1998). No existe ninguna clase de protuberancia en el núcleo de la cara interna del opérculo, tal y como sucede en otros hidróbidos de los géneros *Hauffenia* y *Hemistomia* (Küscer, 1932; Radoman, 1983), sino un ligero engrosamiento que sirve, probablemente, como zona de anclaje del músculo pedal (Fig. 8B). Visto al MEB, se observan unas células poliédricas en el núcleo de la cara interna correspondientes a la región de contacto con el músculo pedal (Fig. 8C). El color del opérculo es amarillo-anaranjado y semitransparente debido a su delgado grosor. Su cara externa presenta líneas de crecimiento axial muy tenues.

Sistema nervioso. Es típico de la familia Hydrobiidae y está situado encima del bulbo bucal. En visión dorsal se observa la parte anterior del esófago, que pasa a lo largo del conectivo cerebral, el cual une el ganglio cerebral izquierdo y el derecho que son, aproximadamente, del mismo tamaño (Fig. 10A). A continuación del ganglio cerebral derecho, se encuentra un ganglio de menor tamaño, denominado ganglio pleural derecho, que tiene su análogo en el ganglio pleural izquierdo. De ambos ganglios surge un conectivo que los une con un ganglio supra y subesofágico, respectivamente. En ocasiones no existe el conectivo subesofágico, de forma que el ganglio pedal izquierdo y el ganglio subesofágico se fusionan. Este conjunto de diminutos ganglios forma un "quiasma" entre sí, dejando entre medias al conducto

del esófago. Los tamaños y las formas de estos ganglios pueden variar según las especies. Hemos utilizado la relación denominada RPG (Davis *et al.*, 1976) para medir el grado de concentración del sistema nervioso. Su cálculo se realiza de la forma siguiente:

$$\text{RPG} = \frac{\text{L. conectivo supraesofágico}}{\text{L. g. pleural derecho} + \text{L. conectivo supraesofágico} + \text{L. g. supraesofágico}}$$

El esófago, inmediatamente posterior al conectivo cerebral, discurre normalmente en línea recta, pero en algunas especies forma una curva o un lazo que, a simple vista, oculta este conjunto de pequeños ganglios.

Pie. En las regiones laterales del pie, anexo al músculo columelar, aparecen unas manchas negras; dispersos junto a éstas encontramos gránulos de color blanco refringente. La familia Hydrobiidae presenta un pie delgado que contiene una glándula mucosa, que segrega a través de una hendidura transversal y anterior al pie. Este carácter no ha podido ser observado en este grupo debido a la falta de material en buenas condiciones; pero, en cambio, se ha observado una estructura muy peculiar en una de estas especies, concretamente en *Fissuria fezi*, que no responde a este modelo (Fig. 58), tal y como se mencionará en el apartado en que se describe esta especie. El pie es de tamaño intermedio (Ponder *et al.*, 1988: fig. 2, en *Ascorhis victoriae*) y presenta unas alas laterales ligeramente desarrolladas. El borde anterior del pie tiene una forma denominada dentada (Hershler y Ponder, 1988: fig. 5j), de manera que, en lugar de ser recto, presenta una ligera muesca o lobulación. El propodio o región anterior al pie que solapa la glándula mucosa anterior es del mismo tamaño y forma que el resto del pie, y no se observan estrechamientos con respecto al extremo anterior. El borde posterior del pie está redondeado (puede verse un esquema en Hershler y Ponder, 1988: fig. 6e). No se ha observado la existencia de ningún tentáculo metapodial.

Cavidad paleal. El borde ciliado del manto, que es generalmente de color claro, evita la entrada de partículas a su interior (Figs. 8D-E). La cavidad paleal es una cavidad abierta al exterior que comprende órganos completos, como el osfradio y el ctenidio, y otros, protegidos por un fino epitelio, como la próstata, el oviducto paleal, el pericardio, el recto y el ano.

El epitelio externo del manto varía en cuanto a la intensidad de pigmentación entre las diferentes especies. Así, existen unas con un cuerpo muy oscuro, otras están totalmente despigmentadas y finalmente, las hay que alternan coloraciones claro-oscuro. Es muy frecuente que la región anterior del cuerpo sea más oscura que la

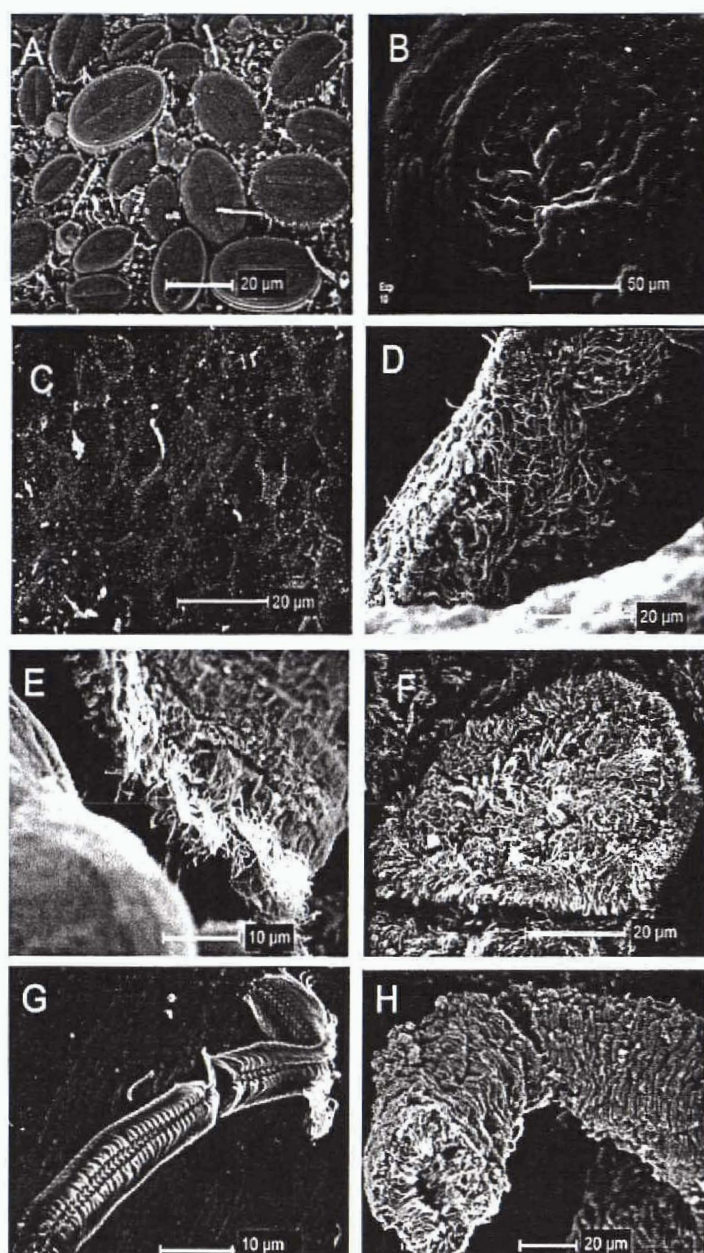


Fig. 8. A. Fotografía al MEB de diatomeas sobre la superficie externa de la concha. B. Detalle del núcleo de la cara interna del opérculo y C de sus células poliédricas. D y E. Detalle de los cilios del borde anterior del manto. F. Detalle de la superficie ciliada del osfradio. G. Fotografía al MEB de una rádula completa. H. Fotografía al MEB de una sección de la vesícula seminal y detalle de los cilios en el interior.

posterior. Tanto en machos como en hembras, la región posterior, que contiene la glándula digestiva y la gónada, es de color amarillo-anaranjado y, por tanto, fácilmente distinguible.

Cabeza. En los moluscos prosobranquios, la forma del morro varía, por lo general, en función de la alimentación (Fretter y Graham, 1994). Este conjunto de especies presenta una dieta micrófaga a base de microalgas y bacterias, como diatomeas, etc. Esto ha sido comprobado al estudiar histológicamente el contenido del estómago. Todo este

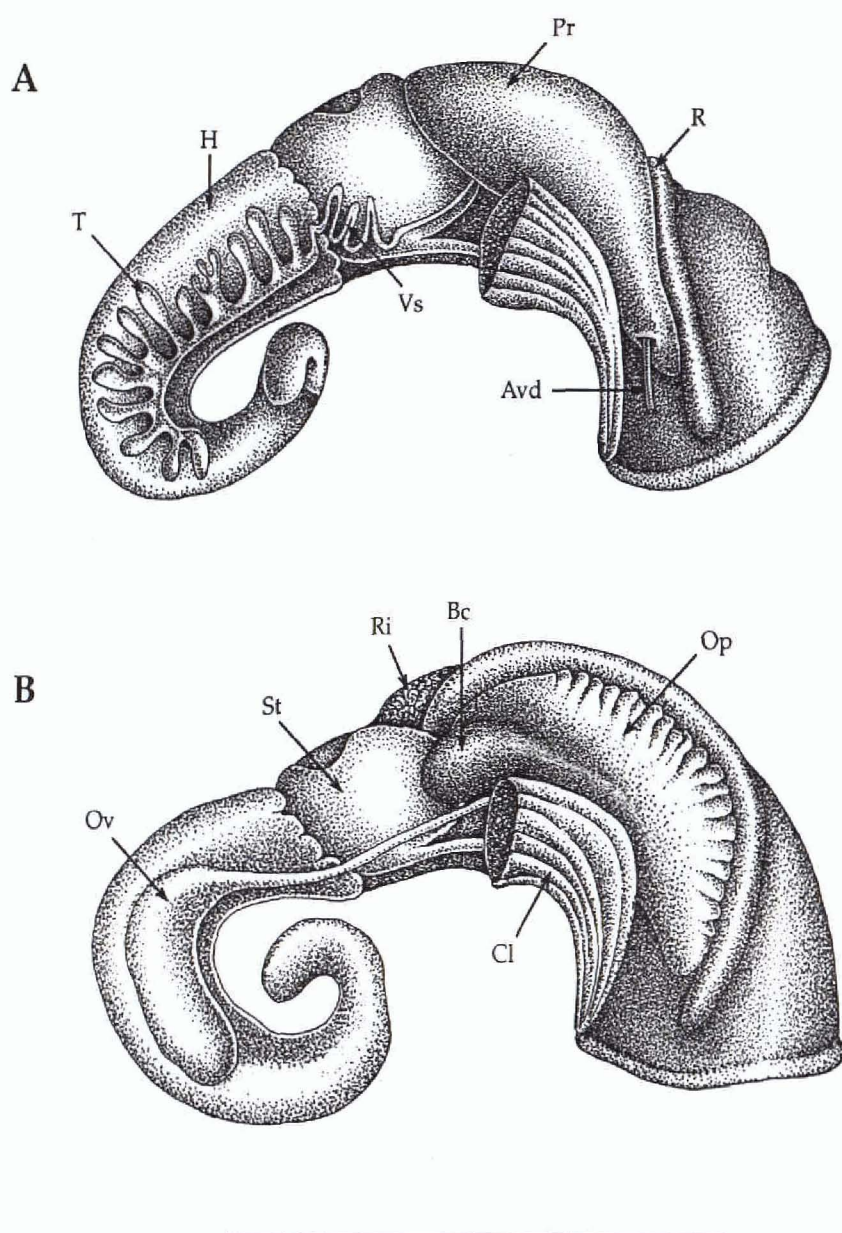


Fig. 9. Esquema general del cuerpo y de la disposición de los diferentes órganos. A. Macho. B. Hembra. Abreviaturas en el capítulo IV. Escala: 1 mm.

grupo presenta un morro cuadrado, con el borde muy lobulado, de color variable, pero con el extremo totalmente despigmentado. El resto de la cabeza posee diferentes modelos de pigmentación, que son característicos de cada especie. En la base de los tentáculos cefálicos se sitúan los ojos, que presentan, normalmente, unos gránulos de color blanco iridiscente a su alrededor, fundamentalmente en la región posterior. Algunas especies no tienen ojos y carecen totalmente de pigmentación. El lóbulo ocular está débilmente desarrollado (Hershler y Ponder, 1998: fig. 3n). Los tentáculos cefálicos son más largos que el morro, unas ocho veces más largo que ancho (Hershler y Ponder, 1998: fig. 3g) y su sección es circular. El extremo de los mismos tiene la forma definida como "punta no expandida" (Hershler y Ponder, 1998, fig. 3k). La distribución de los

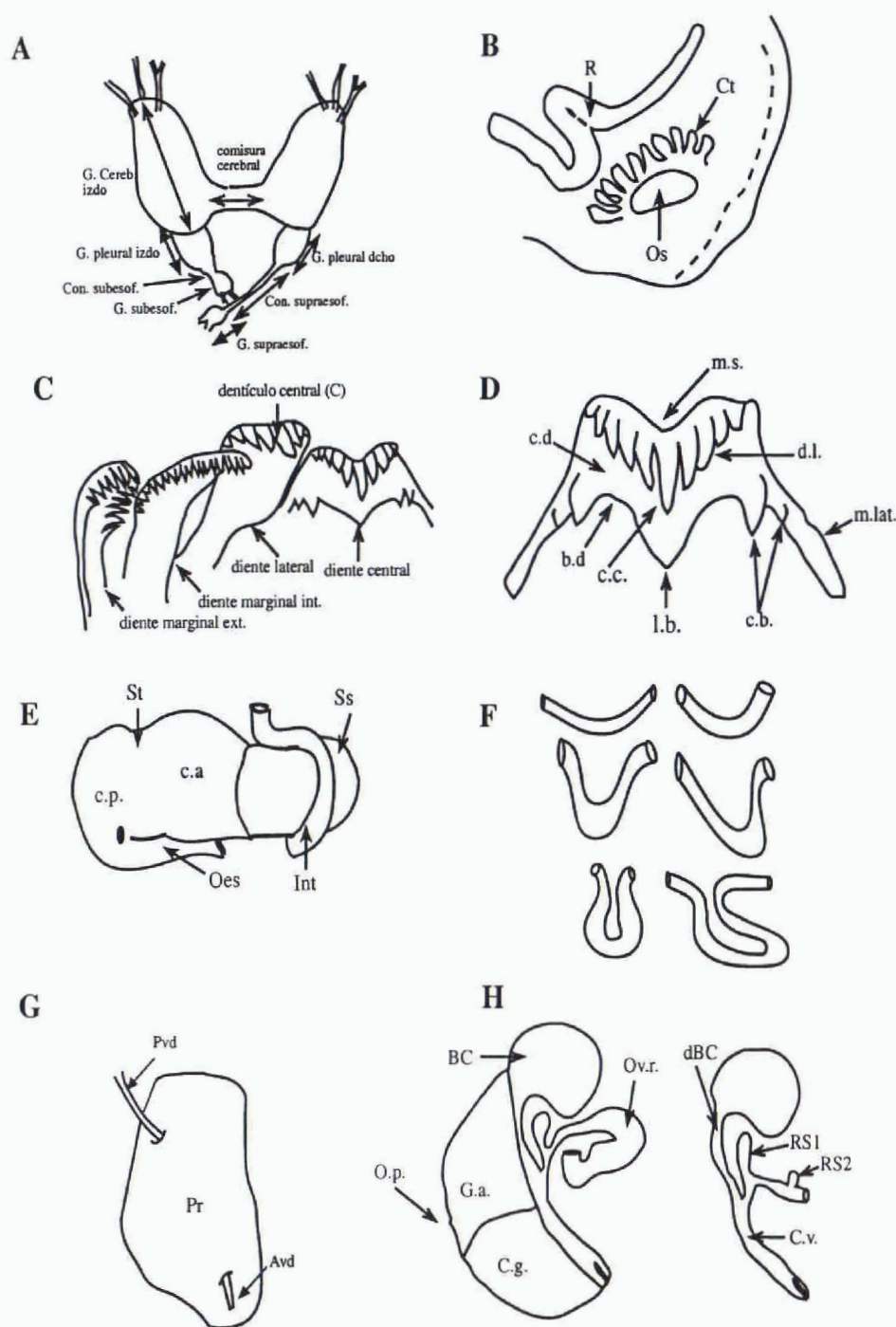


Fig. 10. Características anatómicas. **A.** Sistema nervioso parcial. **B.** Ctenidio, osfradio y recto en la cavidad paleal. **C.** Dientes de la rádula. **D.** Diente central de la rádula. **E.** Estómago y saco del estilo. **F.** Distintas conformaciones del recto en la cavidad paleal. **G.** Próstata. **H.** Sistema genital anterior femenino. Abreviaturas en el capítulo IV.

cilios en estos tentáculos constituye un carácter potencialmente útil en el análisis filogenético. En este caso, no hemos analizado este rasgo por carecer de suficiente material susceptible de ser estudiado. El color de los tentáculos varía dentro de este grupo.

Las hembras de algunas de las especies valvatoides de la península Ibérica presentan en la mitad derecha de la cabeza, bien un nódulo nocal o bien un pseudopene. El nódulo nocal es una pequeña "verruga" que también ha sido descrita en otras

especies de hidróbidos, como *Potamolithus ribeirensis* (Davis y Pons da Silva, 1984), *P. agapetus* y *P. buschii* (López-Armengol, 1996), y su presencia se ha interpretado como un pene rudimentario o como un órgano secretor análogo a la “verruga” que presentan algunos estilomatóforos (Takeda, 1982). Por su parte, el pseudopene es una estructura similar en forma, si bien de menor tamaño que el pene masculino, y la causa más común de su presencia se debe a la acción de un contaminante ambiental. Este órgano también se presenta en otras especies de moluscos, aunque, dentro de la familia Hydrobiidae, solo está descrita en *Hydrobia ulvae* (Krull, 1935; Rothschild, 1938), *Jardinella canarvonensis*, *J. exigua* y *J. jesswiseae* (Ponder y Clark, 1990).

Riñón. Está situado detrás de la cavidad paleal, entre el oviducto paleal o la próstata y el saco del estilo (Fig. 9B). Tiene forma ovalada-arriñonada, es de color amarillento y de aspecto granuloso.

Osfradio y ctenidio. El ctenidio es un órgano con función respiratoria que está compuesto por un número variable de lamelas branquiales (Fig. 10B). Las lamelas, que tienen una forma triangular, están fusionadas por su base al epitelio del manto mientras que el ápice, se encuentra “libre” en la cavidad paleal. Contienen unos diminutos vasos sanguíneos aferentes en donde se produce el intercambio de gases con el medio. Algunas especies de este grupo presentan un ctenidio bien desarrollado, que ocupa aproximadamente un 66% de la longitud de la cavidad paleal (Hershler y Ponder, 1998: fig. 7b). Otras especies presentan una tendencia a la reducción del tamaño y el número de las lamelas branquiales. Y, por último, otras carecen por completo de este órgano. Las lamelas, cuando existen, son más anchas que altas y su tamaño disminuye progresivamente hacia los extremos anterior y posterior del ctenidio.

El osfradio es un órgano que evalúa determinados parámetros presentes en el agua con la que está en continuo contacto, gracias a su propiedad quimiosensitiva y a su capacidad de detectar las partículas suspendidas en el agua (Fig. 10B). Está situado en la región nucal y es ventral al ctenidio. Su forma permanece constante en todas estas especies, siendo ésta intermedia tal y como se describe en Hershler y Ponder (1998: fig. 7k). Ocupa una posición generalmente central con respecto al ctenidio, aunque esta orientación varía en algunas especies de este grupo. Su extremo anterior es paralelo al eje ctenidial, como sucede en la mayoría de los miembros de esta familia. La superficie del osfradio está tapizada por cilios (Fig. 8F).

Sistema digestivo. El bulbo bucal se encuentra a la altura del morro y en algunas especies puede ser observado externamente por transparencia. En la región antero-dorsal de la cabeza se observa un par de glándulas salivares de forma tubular, las cuales en este grupo y debido a su diminuto tamaño, solo pueden ser claramente distinguidas en secciones histológicas.

La rádula, situada en la zona inferior del bulbo bucal, es típicamente taeniglosa (es decir, con siete dientes por fila), lo que constituye una característica común a toda la familia. Está formada por numerosas filas de dientes y tiene una forma ondulante (Fig. 8G). Está situada por debajo del bulbo bucal y forma un lazo en U. Además, posee un diente central y a cada lado de la misma un diente lateral, un diente marginal interno y un diente marginal externo (Fig. 10C). Los dientes del extremo anterior de la rádula están frecuentemente gastados o rotos, mientras que los situados en el extremo posterior están poco formados o son incompletos. El diente central (Fig. 10D) es trapezoidal y tiene un número de dentículos laterales y de cúspides basales que varía entre las diferentes especies. Estas cúspides están situadas entre el margen lateral y la cara del diente. La zona adyacente al margen lateral presenta un porcentaje de excavación con respecto a la altura del diente central de más del 50%. La lengua basal de este diente es aproximadamente de la misma longitud que los márgenes laterales y puede tener forma de V o de U (véase esquema en Hershler y Ponder, 1998: figs. 8k-l). Cuando el diente central posee una sola cúspide basal, ésta nace del margen lateral. Sin embargo, en el caso de que se presenten dos cúspides, la más interna procede de la cara del diente, tal y como sucede en *Potamolithus ribeirensis* (Davis y Pons da Silva, 1984). Esta cúspide interna puede ser recta o bien puede formar una curva apuntando hacia el centro o hacia el exterior del diente. En todos los casos es de mayor tamaño que la externa. El borde cóncavo o margen superior del diente central puede estar más o menos excavado.

El diente lateral de la rádula no presenta ninguna lengua basal y está compuesto por un ala lateral y una región rectangular más alta que ancha, llamada cara del diente (similar a la del diente central), en cuya zona superior se colocan los dentículos, cuyo número varía dependiendo de cada especie. En el conjunto de estos dentículos destaca uno, cuya posición es más o menos central y que es más largo y apunta hacia el diente central. Como en la mayoría de los hidróbidos, el margen externo de este diente lateral es muy curvo y forma un cuello estrecho que continúa en el ala lateral (Hershler y Ponder, 1998: fig. 9c). El ala lateral es mayor que la longitud del borde dentado y su anchura es igual o mayor que la mitad de la anchura de la cara del diente (Hershler y Ponder, 1988: figs. 9c y 9f). Los dientes marginales no tienen ninguna cúspide basal y presentan unas alas laterales muy largas. A diferencia del diente lateral, los dentículos de estos dientes marginales son todos del mismo tamaño. Los dentículos que componen el diente marginal interno están uniformemente distribuidos, son tan largos como los del diente marginal externo y se extienden a lo largo de una superficie equivalente a 1/4 o más de la parte externa del diente.

El estómago, que carece de ciego gástrico, se divide en dos partes. La anterior es el saco del estilo y la posterior, en donde se encuentra el tiflosol, está, a su vez, subdividida en dos cámaras, denominadas cámaras anterior y posterior (Fig. 10E). El

tamaño relativo de ambas cámaras estomacales es similar entre las diferentes especies. La cámara posterior tiene forma redondeada y presenta un único orificio de unión con el hepatopáncreas o glándula digestiva, el cual se sitúa por encima de la misma y se extiende hasta el final del cuerpo (Fig. 9A). El hepatopáncreas es lobulado, de color blanquecino y ocupa la mitad sagital del extremo posterior del cuerpo, mientras que la otra mitad está ocupada por la gónada. No hemos encontrado ningún lóbulo anterior del hepatopáncreas, rasgo descrito en determinados hidróbidos, como *Hauffenia wienerwaldensis* (Haase, 1992), *Spurwinkia salsa* (Davis *et al.*, 1982) y *Helebops carrikeri* (Davis y McKee, 1989). El esófago desemboca en la cámara posterior del estómago. El saco del estilo está constituido por un epitelio monoestratificado ciliado formado por células cúbicas que contienen un citoplasma muy denso y un núcleo central (véase *Tarraconia gasulli*, Fig. 79A). El estómago tiene dos tipos de epitelios: el primero es monoestratificado con células ciliadas de tipo columnar con el núcleo situado en la base; el segundo es pseudoestratificado ciliado con células, en ocasiones, cargadas de vesículas. El saco del estilo puede o no sobresalir anteriormente al lazo que, a esta altura, forma el intestino. Éste nace de la cámara anterior del estómago, se dobla bruscamente sobre el extremo anterior del saco del estilo y después vuelve a girar 180°, dirigiéndose hacia la región anterior del cuerpo, en donde discurre en estrecho contacto con el oviducto paleal o con la próstata.

En la cavidad paleal, el recto adopta diferentes configuraciones: puede formar una curva suave, un lazo más o menos cerrado en forma de U o de V, estar más o menos inclinado anteriormente, etc. (Fig. 10F). Todas estas configuraciones son bastante constantes y características de cada especie. La forma en U parece ser el carácter derivado más simple. En la familia Hydrobiidae, la torsión en forma de S puede ser de varios tipos (Hershler y Ponder, 1998), pero en este grupo solo se presenta de una forma, similar al género *Phreatodrobia* (Hershler y Longley, 1986), en el cual el giro se inicia en la región posterior del intestino y se curva hacia la izquierda, a lo largo del techo de la cavidad paleal. Las heces son amarillentas, ovales y es frecuente observarlas por transparencia. El recto está generalmente repleto de ellas.

Genital masculino: El testículo está situado en la parte derecha de la masa visceral, en una posición análoga a la que ocupa el ovario (Fig. 9A). Ocupa más del 66% de la masa visceral por detrás del estómago y su longitud y tamaño son similares en todas las especies estudiadas, siempre mayor que los del ovario. Al igual que sucede con la genitalia femenina, no alcanza la región última del cuerpo, y ésta es ocupada únicamente por el hepatopáncreas. El testículo está formado por una serie de lóbulos blanquecinos, simples (ocasionalmente aparecen también lóbulos de tipo compuesto), alineados y alargados (Fig. 9A), que se abren mediante estrechos vasos eferentes a un conducto común denominado vaso deferente. Este vaso surge de la mitad anterior del testículo y se convierte en una larga y replegada vesícula seminal en donde

se almacena el esperma. Esta vesícula, con largos cilios internos (Fig. 8H), se sitúa por encima de la cámara posterior del estómago y alcanza, en algunos casos, la cámara anterior. A la altura del estómago, se adelgaza en un fino conducto que discurre recto hasta la próstata.

La maduración de las células sexuales masculinas o espermiogénesis se produce en el interior de los lóbulos testiculares y es direccional, de forma que estas células maduran desde la zona externa del lóbulo hacia el interior. En un mismo lóbulo podemos encontrar simultáneamente todos los diferentes estadios de maduración de estas células, como espermatogonias en la periferia y espermatozoides en el centro del lóbulo (véase *Tarraconia gasulli* Fig. 79G). Los machos de algunas especies de moluscos maduran más rápidamente que las hembras debido a su menor talla y velocidad de crecimiento (Davis *et al.*, 1988).

La glándula de la próstata (Fig. 10G) es cerrada, tiene forma de haba y ocupa parcialmente la cavidad paleal. Su lumen tiene forma de U. En su extremo posterior limita con el riñón y lateralmente se apoya en el lazo del recto (Fig. 9A). A la región postero-medial de la próstata llega el conducto que procede de la vesícula seminal y del extremo anterior surge un vaso deferente paleal que se dirige recto al pene (Fig. 10G). En esta sección se le denomina vaso deferente anterior. En este grupo de hidróbidos de la península Ibérica, este vaso no forma ningún conducto eyaculador. En algunas especies se ha observado esporádicamente algún resto de pigmentación en el fino epitelio que recubre la próstata. Sin embargo, esta característica se pierde frecuentemente cuando se trabaja con ejemplares procedentes de colecciones que llevan largo tiempo fijados en etanol.

El tamaño y la forma del pene varían en las distintas especies. La forma general es la denominada como "afilada" en contraste con la denominada "de lados paralelos". Este modelo responde a la forma de un pene que se va estrechando progresivamente desde la base hasta la punta (Hershler y Ponder, 1998: figs. 16e-g). El pene se inserta en el centro o en la mitad derecha de la cabeza en una región denominada "región morfogenética del pene" (Le Gall, 1981). Puede ser simple o poseer un lóbulo más o menos desarrollado que, en este grupo, siempre está situado en el lado cóncavo o interior del mismo (Figs. 6D, E). En dos especies, *Chondrobasis levantina* y *Pseudohauftenia azarum*, también existe un lóbulo en la base del pene. La posición de este lóbulo, distal, medial o basal también se utiliza como carácter en la reconstrucción filogenética. Tras el estudio de las secciones histológicas de los penes masculinos, no hemos observado que éste sea de naturaleza glandular. El pene puede estar o no pigmentado y su sección es circular. En su interior el conducto peneal discurre recto o plegado, y pegado a la pared externa. El ejemplar vivo dobla el pene en su base y lo retrae en la cavidad del manto. La base puede ser más o menos ancha respecto al resto del pene y no posee ninguna glándula. En ejemplares vivos se observa que la punta del pene cambia continuamente de forma, pudiendo adoptar un perfil más

alargado o más redondeado. Esta plasticidad morfológica impide utilizar la forma de la punta del pene como un carácter de interés filogenético. Cuando se fija al animal en etanol al 75%, el pene pierde detalles de su pigmentación, se contrae y pierde su forma original y, el conducto peneal muestra ondulaciones (vistas por transparencia) que no se observan en los ejemplares vivos.

Genital femenino. A pesar del proceso de reducción de la complejidad morfológica que han sufrido estas diminutas especies, el sistema genital femenino proporciona un gran número de caracteres interesantes para el estudio de las relaciones evolutivas de estos taxa. El reconocimiento de los caracteres principales de este sistema ha ido esclareciéndose tras el estudio detallado de esta familia (Hershler, 1985; Hershler y Ponder, 1998, etc.).

El ovario está situado en posición dorsal en el extremo posterior del cuerpo y ocupa, como es habitual en esta familia, más del 66% del tamaño de la masa visceral del cuerpo (la que se encuentra por detrás del estómago) (Fig. 9B). Está formado por unos sacos o masas redondeadas de número variable, amarillentas, granulosas y que contienen las oogonias y los oocitos en diferentes estados de maduración (véase *Tarraconia gasulli*, Fig. 79F). Este ovario es similar al que presentan otros hidróbidos, como *Gammatricula chinensis* (Davis *et al.*, 1990), pero, mientras que en esta especie algunas hembras pueden presentar ocasionalmente ovarios lobulados, en las especies de la península Ibérica no se ha observado ninguna variación sobre la forma anteriormente descrita. La gónada está separada de la glándula digestiva por una delgada pared de tejido conectivo. Rara vez alguna de estas masas ováricas se sitúa en contacto con la región posterior del estómago.

La oogénesis, o formación de células sexuales maduras u ovocitos en los ovarios de las hembras maduras, parece ser un proceso continuo, es decir, se pueden encontrar hembras potencialmente fértiles a lo largo de todo el año. En el estado vitelogénico, el citoplasma se torna acidófilo, los oocitos crecen considerablemente de tamaño, fundamentalmente por la acumulación masiva de gránulos de vitelo en el citoplasma y pueden medir entre 120 y 200 μm de longitud, un tamaño similar al descrito en otros hidróbidos (Hershler y Longley, 1986). Junto a estos oocitos maduros también podemos encontrar oocitos en su primera fase de diferenciación y maduración, así como células foliculares. Los oocitos previtelogénicos son redondeados y miden alrededor de 30-60 μm de diámetro. Estas células sexuales están delimitadas por un epitelio germinal.

La región anterior del sistema genital femenino está formado por una serie de glándulas, conductos y receptáculos (Fig. 10H): el conducto renal, el/los receptáculo/s seminal/es, la bursa copulatriz, el canal ventral, el oviducto paleal (con la glándula del albumen y la cápsula glandular) y el conducto gonopericárdico. La presencia o ausencia de bursa copulatriz, RS1 y RS2, constituye una característica importante a la hora de diferenciar y clasificar las especies de este grupo.

El oviducto es un conducto que, con origen en el ovario, discurre ventralmente (por la zona de la columela) desde la región posterior hasta la región anterior (bursa y oviducto paleal). En la región anterior forma un lazo sobre la glándula del albumen, lazo que suele ser característico para cada especie y que no está pigmentado. Esta región concreta se denomina oviducto libre, oviducto curvado u oviducto renal, y en algunos taxa la pared está anormalmente engrosada (véase *Tarraconia gasulli*, Fig. 80B) y las células epiteliales modifican su forma transformándose desde células planas a células de tipo columnar. En algunas especies de hidróbidos, como veremos posteriormente, esta conformación cumple una función determinada. El oviducto, en una zona próxima a la anterior, se ramifica y forma el conducto gonopericárdico que se abre a la cavidad pericárdica y forma parte del riñón. Este conducto es muy estrecho y, tanto en disección como en las series histológicas, es difícil de distinguir. Por tanto, el oviducto está dividido en dos partes. Una primera región, situada entre el ovario y el conducto gonopericárdico de naturaleza gonadal, y una segunda, situada entre el conducto gonopericárdico y la cavidad del manto, que constituiría la región renal del oviducto (Fretter y Graham, 1994). El punto de unión con el oviducto paleal se sitúa, aproximadamente, en la mitad de la glándula del albumen, tal y como sucede en *Emmericiella novimundi* (Hershler y Thompson, 1992).

El receptáculo seminal (RS), cuando está presente, tiene su origen en el oviducto renal (Ponder y Lindberg, 1996) y su función, como después mencionaremos, consiste básicamente en el almacenamiento del esperma de forma "orientada". Se encuentra situado en el oviducto renal y, dependiendo de su posición respecto al mismo, se denomina RS1 o RS2. El RS1 se sitúa en la zona más anterior del oviducto renal, es decir, más próximo a la bursa copulatrix en caso de que ésta exista. Cuando no es así, consideramos como RS1 aquel que se sitúa más próximo al canal ventral. El RS2 es, por tanto, aquel que se sitúa en una posición más posterior en el oviducto renal. El tamaño, la forma y la posición de los receptáculos seminales varían de unas especies a otras. Generalmente, no parece existir un conducto en el RS —el cual serviría como punto de unión con el oviducto— y tales receptáculos aparecen sentados sobre el mismo. Si el receptáculo contiene esperma en el momento de la disección del ejemplar, se aprecian unos reflejos iridiscentes de color blanco-rosáceo. Su fina pared celular interna está formada por células cúbicas con un núcleo central y unos cilios bien desarrollados (véase *Islamia*, Fig. 34B). En algunos casos se aprecia, bajo la luz del estereomicroscopio, una zona del oviducto renal que posee un reflejo iridiscente que se confunde con un posible RS. Esta zona se tiñe más intensamente con azul de metileno. Una vez separados todos los elementos que constituyen la genitalia, se aprecia que no es realmente un RS, cuestión que ha sido calificado por algunos autores como "falso receptáculo seminal" (Davis y Pons da Silva, 1984).

La bursa copulatrix es un saco generalmente con forma de haba, de paredes finas y que funciona como órgano receptor y acumulador de esperma del tipo "no

orientado" (véase *T. gasulli*, Fig. 79B). Está situada total o parcialmente detrás de la pared que separa la cavidad paleal del resto del cuerpo y, generalmente, sobresale por encima de la glándula del albumen. Presenta un epitelio de tipo columnar aparentemente sin cilios. El eje más largo de la bursa se sitúa de forma transversal o vertical respecto a la glándula del albumen, tal y como sucede en especies como *Kerkia kusce-ri* e *Hydrobia truncata* (Radoman, 1983; Davis *et al.*, 1988). Su conducto es delgado, de longitud variable, superficial respecto al oviducto paleal y se inserta, generalmente, en un extremo de la misma, en las posiciones definidas por los autores anteriormente citados como "anterodorsal" y "anteroventral" al igual que en otras especies de hidróbidos, como *Ventrosia stagnorum*, *Kirelia carinata*, *Ohridohauffenia depressa* (Radoman, 1983). De forma menos frecuente, el conducto de la bursa puede insertarse en la bursa en una posición "anterior" de manera similar a otras especies, como *Turkorientalia anatolica*, *Ohridohoratia pygmaea* y *Pontobelgrandiella nitida*. El tamaño de este conducto se valora en función de la longitud de la bursa copulatriz. De este modo, se establecen tres categorías: mediano (40-80%), corto (<40%) y largo (>80%). Su función parece consistir en el almacenamiento de una parte del esperma denominado orientado (Hershler y Ponder, 1988). Este conducto se une al lazo del oviducto, el cual, en su región anterior forma el canal ventral. Éste es un canal abierto formado a partir de pliegues del tejido de la cápsula glandular. El canal ventral solapa el margen izquierdo de la cápsula glandular para finalizar próximo al borde del manto. En este canal el pene del macho inocular el esperma, que ascenderá gracias a los cilios del mismo.

El oviducto paleal está situado en el lado derecho de la cavidad paleal, protegido por un fino epitelio y, está constituido por tres glándulas: una anterior llamada cápsula glandular, una media denominada glándula ingestiva y una posterior, la glándula del albumen (Fig. 10H). La función del oviducto es la del procesamiento del huevo o cigoto antes de su salida al exterior. La glándula del albumen se sitúa, habitualmente, en el interior del cuerpo y proporciona alimento al huevo (similar a la función alimenticia del vitelo). La cápsula glandular que está incluida dentro de la cavidad paleal produce las cubiertas externas del huevo y en algunos moluscos funciona también como cámara de incubación de embriones (Voltzow, 1994). La glándula ingestiva está situada entre las otras dos, es pequeña, prácticamente imperceptible y su función es la de eliminar restos de esperma y, probablemente, utilizarlo como nutriente (Fretter y Graham, 1994: 305). La cápsula glandular es, habitualmente, mayor que la glándula del albumen, externamente, es de color amarillenta y se abre en posición terminal. La cápsula glandular se abre en posición terminal (Hershler y Ponder, 1998). En algunas especies de este grupo se observa un estrechamiento en la región de transición entre la glándula del albumen y la cápsula glandular. El borde externo del oviducto paleal es lobulado.

La copulación se produce frontal o lateralmente (E. Rolán, com. pers.). Probablemente, el macho introduce el pene en la cavidad paleal de la hembra y libera el

esperma (no hay espermátóforos) en la región anterior del canal ventral. Los cilios de este canal conducen el esperma hacia la bursa copulatriz y al oviducto renal. Otras formas de introducción del esperma descritas en esta familia son las que se realizan a través de la vía del pericardio y la vía de la abertura del sistema renal (Davis, 1979 y Davis y Pons da Silva, 1984).

El almacenamiento de esperma se produce, principalmente en dos lugares: la bursa copulatriz y el/los receptáculo/s seminal/es. Como ya se mencionó anteriormente, en la primera el esperma se almacena de forma no orientada, mientras que en el segundo el esperma está orientado.

Desarrollo larvario. Como en la mayoría de los miembros de esta familia, este grupo presenta un desarrollo larvario directo, y no tenemos indicios de que exista ningún estado larvario pelágico o comportamiento incubador intrapaleal, como en *Potamopyrgus antipodarum* (Fretter y Graham, 1994), *Paxillostium nanum* (Gardner, 1970) y *Durangonella coahuilae* (Hershler y Thompson, 1992). Son dioicos, con fecundación cruzada y ovíparos, de forma que la hembra deposita en el sustrato individualmente (y no en racimos) unas cápsulas ovígeras esféricas. Éstas, carecen de quillas como las que se han descrito en los Amnicolininae (Fretter y Graham, 1978), y son de color blanquecino-transparente. Cada una de estas cápsulas contiene, generalmente, un único embrión (véase *T. gasulli*, Fig. 79F).

No tenemos datos precisos sobre el comportamiento ovopositor de este conjunto de especies, aunque sí observaciones puntuales. De esta forma, hemos observado fragmentos vegetales con cápsulas adheridas (Fig. 4E) y asimismo, filmado en vivo, el proceso de expulsión de una cápsula por parte de un individuo. Algunas especies de este grupo presentan, tanto los machos como las hembras, una cápsula encajada en el ombligo (en raras ocasiones, hasta tres), característica que parece ser casual y no responder a ninguna estrategia reproductiva (véase *Arganiella tartessica*, Figs. 14L, N).

ACTENIDIA n. gen.

ESPECIE TIPO: *Actenidia baetica* n. sp.

ETIMOLOGIA. El nombre “*Actenidia*” se refiere a la ausencia de ctenidio en la cavidad paleal.

DIAGNOSIS. La concha es de tipo troquiforme-deprimida o valvatiforme, más alta que ancha y tiene 3,2-3,5 vueltas de espira. El ombligo es de tamaño intermedio con respecto a las otras especies de este grupo. La abertura es frontal y redondeada; vista de perfil es sinuosa de tipo adapical. La microescultura de la protoconcha presenta unas perforaciones muy marcadas; la de la teleoconcha es diferente, con suaves líneas de crecimiento en las primeras vueltas y otras algo más marcadas en la última. El labio interno de la abertura se extiende hacia el ombligo ocultándolo parcialmente. El opérculo es ovalado, córneo, paucispiral y tiene el núcleo en posición subcentral. La rádula es típicamente taenioglosa y tiene una única cúspide basal en el diente central. En el sistema nervioso destaca la presencia de un conectivo subesofágico muy corto. Carece de ctenidio. El saco del estilo sobresale anteriormente al lazo intestinal. El recto adopta en la cavidad paleal una forma de U más o menos pronunciada. No existe ciego gástrico. La bursa copulatrix es grande y piriforme; su conducto se inserta en posición anteroventral. Del oviducto renal surgen dos receptáculos seminales, ambos próximos al conducto de la bursa copulatrix. El pene es pequeño y carece de papilas o excrecencias glandulares.

INTRODUCCIÓN. *Actenidia* es un género monotípico que se distribuye en varias localidades de la provincia de Córdoba. Este nuevo género no convive con ninguna otra especie de hidróbido valvatoide peninsular. *Actenidia* se caracteriza por poseer una combinación de caracteres única, solo comparable a la que presentan otros cuatro géneros europeos de hidróbidos valvatoides: *Sardohoratia*, *Pezzolia*, *Sadleriana* y *Terranigra*.

El género *Sardohoratia*, descrito en Cerdeña (Italia), comparte con *Actenidia* un gran conjunto de rasgos: la presencia de conchas de tipo valvatiforme con peristoma continuo; la microescultura de la protoconcha; la morfología del opérculo; el tipo de pene; la forma y tamaño de la bursa copulatrix; el lazo del intestino en la cavidad paleal; el número y posición de las cúspides basales y de los denticulos del diente central; la ausencia de ctenidio (descrito en *Sardohoratia sulcata*) y la ausencia de ciego gástrico entre otros. Sin embargo, existen caracteres diagnósticos relevantes que nos permiten diferenciar claramente ambos géneros. Probablemente el más destacable es la presencia en *Actenidia* de dos receptáculos seminales situados juntos y en la posi-

ción definida como 1 (o distal). Este rasgo le diferencia de *Sardohoratia* y de otros géneros europeos de Hydrobiidae: *Bracenia*, *Daphniola*, *Fissuria*, *Horatia*, *Gocea*, *Ohridohoratia*, etc. Otros rasgos distintivos de *Sardohoratia* respecto a *Actenidia* residen en la ausencia de sinuosidad en la abertura, en el menor número de vueltas de espira de la concha, en la falta de pigmentación corporal y en la total ausencia de ojos (Manganelli *et al.*, 1998: 51-56, figs. 28-62).

La relación con *Pezzolia* es análoga a la anterior. Las similitudes con este género italiano residen en la forma general de la concha, la ausencia de ctenidio y ciego gástrico, la presencia de un pene simple, la existencia de una cúspide basal en el diente central de la rádula, etc. pero la diferencia más importante reside, al igual que con *Sardohoratia*, en la forma de la genitalia anterior femenina (Bodon y Giusti, 1986).

Los géneros *Sadleriana* (en Italia y la península Balcánica) y *Terranigra* (en la península Balcánica) coinciden con *Actenidia* en la disposición de los receptáculos seminales en el oviducto renal, tal y como se mencionó anteriormente. Sin embargo, las diferencias de ambos géneros con *Actenidia* se encuentran en la morfología de la concha —de tipo troquiforme (Giusti y Pezzoli, 1980: 45-47, figs. 19 D-F; Radoman, 1983: pl. III, figs. 32-37) u ovalada-cónica (Radoman 1983: pl. IV, fig. 59) respectivamente—; en la existencia de ctenidio; en el tamaño de los receptáculos seminales y en la presencia de una protuberancia en la punta del pene en *Terranigra* (Radoman 1983: 66-67, fig. 30).

En relación a su adscripción supragenérica, dos de los géneros anteriormente mencionados (*Sadleriana* y *Terranigra*) fueron asignados inicialmente por Radoman (1983) a la familia Orientalinidae, subfamilia Orientalininae. Del conjunto de caracteres diagnósticos que este autor define para estas dos categorías supragenéricas (ausencia de ciego gástrico, corto conectivo subesofágico, presencia de bursa copulatriz y dos receptáculos seminales, etc.), *Actenidia* comparte todos ellos salvo el número de cúspides basales. *Sadleriana* es posteriormente incluido en la subfamilia Sadlerianinae, que agrupa todas las especies que comparten rasgos como la existencia de dos receptáculos seminales y una bursa copulatriz. Sadlerianinae reúne a las dos anteriores subfamilias descritas por Radoman (1973 y 1983): Orientalininae y Sadlerianinae. Bernasconi (1992), al igual que hicieron Giusti y Pezzoli, reúne a todos estos géneros (salvo *Sardohoratia*) en la subfamilia Hydrobiinae, tribu Horatiini, fusionando también a las anteriores Orientalininae y Sadlerianinae. Por tanto, y dada la estrecha relación de *Actenidia* con los géneros anteriormente mencionados, se podría incluir preliminarmente a este nuevo género peninsular en las categorías supraespecíficas anteriores: subfamilia Hydrobiinae, tribu Horatiini (*sensu* Bernasconi, 1992).

Actenidia baetica n. sp.

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo. Holotipo (Fig. 11A).

Otras localidades. Sólo se conoce en la provincia de Córdoba.

Fuente del Piojo, Molino del Cura, Almedinilla, Córdoba (localidad tipo) (UTM: 30SVG041437), 12/10/1992, E. R., 27/3/1998, B. A.; Fuente Bajera, Almedinilla, Córdoba (UTM: 30SVG445033), 12/10/1992, E. R.; Priego de Córdoba. Surgencia en la carretera que se dirige a Cabra, Córdoba (UTM: 30SUG9444), 12/10/1992, E. R.; Fuente del Río, Cabra, Córdoba (UTM: 30SUG7248), 13/10/1992, E. R.



LOCALIDAD TIPO. Fuente del Piojo, Molino del Cura, Almedinilla, Córdoba. UTM: 30SVG041437

ETIMOLOGÍA. El nombre "baetica" deriva del latino "baeticus" o natural de la antigua "Bética", actualmente denominada Andalucía.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 2). La concha es deprimida-troquiforme o valvatiforme y ligeramente más alta que ancha (Figs. 11A-B). Tiene una media aproximada de 3,5 vueltas de espira. La protoconcha tiene 1,5 vueltas de espira y una microescultura punteada muy marcada (Figs. 11E-G) que se diferencia claramente de las suaves líneas de crecimiento de la teleoconcha. La anchura de la protoconcha es de 334 μm , aproximadamente, la de su núcleo, 129 μm . La última vuelta de espira ocupa 6/7 de la longitud total de la concha y está muy desarrollada, de forma que se ensancha notoriamente en dirección a la abertura. Este detalle puede ser claramente observado con la concha en visión apical (Fig. 11E). La abertura es frontal y tiene forma redondeada o ligeramente ovalada. El labio externo es fino y el interno se extiende hacia la columela y llega a cubrir parcialmente el ombligo (Fig. 11C). Éste, de tamaño mediano, tiene un diámetro aproximado de 116 μm . La concha de perfil presenta una leve sinuosidad adapical (Fig. 11D).

En la localidad tipo las conchas son muy transparentes y están prácticamente libres de incrustaciones y diatomeas. En estos ejemplares es posible observar el cuer-

Tabla 2. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Almedinilla (Fuente del Piojo) (localidad tipo); 2- Priego de Córdoba.

	1	2
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 20)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 20)
SL	1,17 \pm 0,04; 0,03 (1,23-1,07)	1,39 \pm 0,10; 0,07 (1,61-1,23)
SW	1,10 \pm 0,03; 0,03 (1,17-1,01)	1,26 \pm 0,06; 0,05 (1,37-1,15)
SL/SW	1,06 \pm 0,04; 0,04 (1,13-0,98)	1,10 \pm 0,05; 0,05 (1,21-0,95)
AH	0,69 \pm 0,02; 0,02 (0,72-0,64)	0,81 \pm 0,04; 0,05 (0,90-0,73)
LBW	1,00 \pm 0,04; 0,04 (1,06-0,94)	1,19 \pm 0,08; 0,07 (1,37-1,08)
WBW	0,88 \pm 0,03; 0,03 (0,92-0,82)	1,01 \pm 0,06; 0,06 (1,15-0,95)
AL	0,67 \pm 0,02; 0,03 (0,70-0,62)	0,79 \pm 0,04; 0,05 (0,90-0,01)
AW	0,54 \pm 0,01; 0,02 (0,58-0,53)	0,64 \pm 0,04; 0,06 (0,72-0,58)
NSW	3,46 \pm 0,09; 0,02 (3,50-3,25)	3,5 \pm 0,00; 0,00 (3,50-3,50)

po del animal por transparencia. Sin embargo, en los ejemplares de las poblaciones de Cabra y Priego de Córdoba las conchas están muy erosionadas, de forma que, en la mayoría de los ejemplares, la microescultura de la protoconcha y la teleoconcha están completamente deterioradas.

Opérculo (Tabla 3). El opérculo es amarillento, ovalado y tiene un núcleo excéntrico muy redondeado y marcado en la cara externa (Fig. 12A). La impresión muscular en el núcleo de la cara interna del opérculo puede variar en forma, redondeada (Fig. 12B) u ovalada (Fig. 12C), y tamaño.

Tabla 3. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de Priego de Córdoba.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 4)	0,70	0,07	0,10	0,80	0,63
OW (n= 4)	0,53	0,05	0,10	0,60	0,47
OLWL (n= 2)	0,28	0,01	0,03	0,29	0,28
OLWW (n= 2)	0,22	0,00	0,03	0,22	0,21
NL (n= 2)	0,25	0,00	0,02	0,26	0,25
NW (n= 2)	0,29	0,00	0,01	0,29	0,28
OL/OW (n= 4)	1,32	0,01	0,01	1,34	1,30

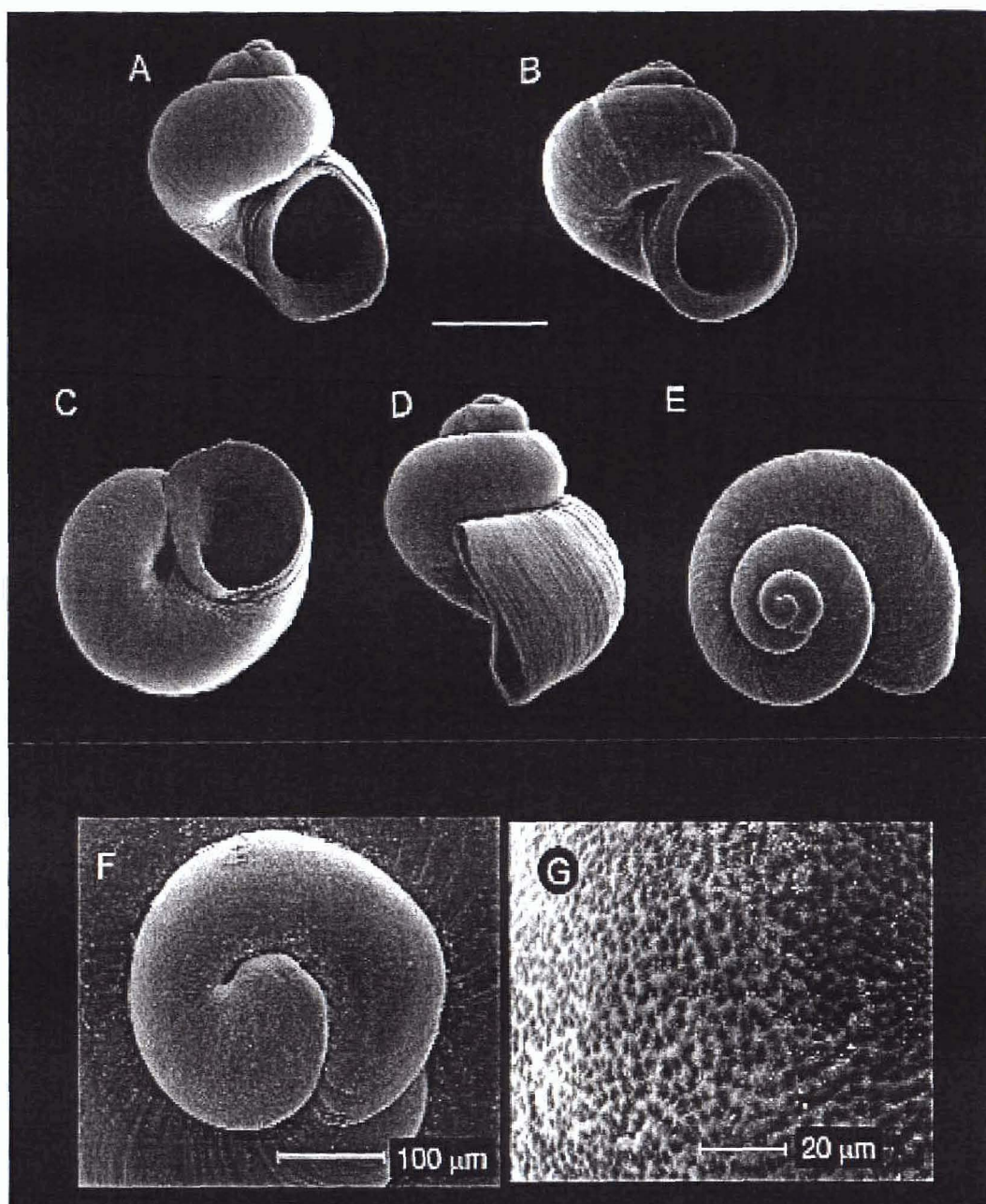


Fig. 11. Conchas de *Actenidia baetica*. A, C, D, E y F. Holotipo (A) y paratipos procedentes de Almedinilla, Córdoba (Fuente del Piojo). B y G. Conchas procedentes de Priego de Córdoba, Córdoba. A y B. Conchas de frente. C. Ombligo. D. Concha de perfil. E. Vista apical. F, G. Protoconcha y microescultura. Nótese el estrechamiento de la sutura entre la protoconcha y la teleoconcha. Escala de las figuras A-E: 500 μ m.

Cabeza-pie. La cabeza presenta dos patrones de pigmentación. El primer modelo consiste en una mancha continua y oscura localizada en el morro y en una franja que recorre la zona media de cada uno de los tentáculos hasta la región posterior de los ojos (Fig. 13D). Un segundo tipo lo constituyen aquellos ejemplares con manchas más tenues situadas a lo largo de toda la cabeza.

Sistema nervioso. El ganglio cerebral izquierdo es ligeramente más grande que el derecho (Fig. 13A). El esófago discurre en línea recta por la región del conectivo cerebral. El conectivo subesofágico se presenta como un simple estrechamiento entre los

ganglios del lado izquierdo (pleural izquierdo y subesofágico). El conectivo supraesofágico se distingue mejor, es de tamaño mediano y es más estrecho que el anterior. Las medidas son las siguientes: longitud del ganglio cerebral derecho: 0,19 mm; longitud del ganglio cerebral izquierdo: 0,21 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,07 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,07 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,07 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,05 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,04 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,02 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,25.

Pigmentación externa del manto. Por lo común el epitelio externo del manto es de color gris claro, algo más oscuro en la región anterior. Sin embargo, en ocasiones, presenta un color oscuro repartido uniformemente.

Cavidad Paleal (Tabla 4). No existe ctenidio y el osfradio se encuentra situado en posición similar al de las otras especies, es decir, cercano a la nuca (Fig. 13B). Éste mide aproximadamente 1/3 de la longitud de la cavidad paleal y es dos veces más largo que ancho.

Tabla 4. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Almedinilla (Fuente del Piojo) (localidad tipo); 2- Priego de Córdoba. 3- Cabra.

	Total	1	2	3
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 8)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 5)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Osf L	0,18 \pm 0,03; 0,17 (0,23-0,12)	0,16 \pm 0,02; 0,14 (0,19-0,13)	0,22 \pm 0,02; 0,09 (0,23-0,20)	0,20
Osf W	0,09 \pm 0,02; 0,20 (0,11-0,07)	0,08 \pm 0,01; 0,17 (0,11-0,07)	0,09 \pm 0,02; 0,24 (0,10-0,07)	0,08

Sistema digestivo (Tablas 5 y 6). El recto, en la cavidad paleal, tiene forma de U (Fig. 13B). Este pliegue es vertical y no se inclina en dirección anterior, tal y como sucede en otras especies de este grupo. Sólo en un ejemplar de la población de Cabra se observó un recto muy cerrado en el cual las dos asas intestinales llegaban prácticamente a contactar. En los ejemplares estudiados procedentes de la localidad tipo, el saco del estilo sobresale notoriamente del pliegue intestinal (Fig. 13C). Así, el lazo intestinal queda situado por encima de la zona media del saco del estilo, de forma que casi la mitad del mismo sobresale anteriormente. Sin embargo, en otras poblaciones esto no sucede. El ano termina a cierta distancia del borde del manto. El estómago es bastante mayor que el saco del estilo y su cámara posterior es igual o ligeramente menor a la anterior (Fig. 13C).

Tabla 5. Dimensiones (mm) del sistema digestivo. Ejemplares procedentes de: 1- Priego de Córdoba; 2- Almedinilla (Fuente del Piojo) (localidad tipo).

	Total	1	2
	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Ss L	0,25 ± 0,07; 0,30 (0,32-0,15)	0,19 ± 0,06; 0,03 (0,23-0,15)	0,32
Ss W	0,21 ± 0,04; 0,18 (0,26-0,17)	0,21 ± 0,04; 0,29 (0,26-0,17)	0,21
St L	0,42 ± 0,03; 0,08 (0,44-0,37)	0,44 ± 0,03; 0,01 (0,45-0,44)	0,43
St W	0,35 ± 0,05; 0,14 (0,42-0,32)	0,37 ± 0,07; 0,20 (0,42-0,32)	0,35

El diente central de la rádula tiene sendas cúspides basales a cada lado (Fig. 12D). Ambas cúspides están muy inclinadas hacia los márgenes laterales. La distancia entre las mismas es de 11,5 μ m, aproximadamente. La lengua basal de este diente tiene forma de V. El dentículo central es muy largo y tiene la punta redondeada. A ambos lados de éste hay, en promedio, cuatro dentículos grandes y con la punta afilada, aunque es frecuente la aparición de un mayor número de dentículos. El borde superior del diente central no es muy cóncavo sino que forma una suave curva. El diente lateral tiene cinco o seis cúspides a los lados de la central (Figs. 12E-F). Los dentículos del diente marginal interno son más largos que los del externo.

Tabla 6. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo

Fórmula diente central	4 (3 ,5)+C+4 (7)/1-1
W. diente central	~11,4 μ m
Fórmula diente lateral izdo.	5-C-6
Fórmula diente marginal interno	≥ 32 cúspides
Fórmula diente marginal externo	≥ 8 cúspides

Sistema genital masculino (Tabla 7). La mitad de la próstata permanece en el interior de la cavidad paleal y su vaso eferente proximal surge de su mitad anterior (Fig. 13B). El pene es ligeramente apuntado y muy pequeño respecto al tamaño de la cabeza, ya que ocupa únicamente algo más de la mitad de ésta (Fig. 13D). Se trata de un pene simple, que no presenta lóbulos, papilas ni glándulas. Su base no se distingue significativamente del resto del pene: prácticamente es del mismo grosor. El conducto peneal ondula ligeramente en la base y discurre recto hasta el ápice junto al borde externo del pene. Éste se encuentra, por lo general, despigmentado excepto en raras ocasiones en las que se observan sutiles manchas de color negro en su base o en el extremo apical.

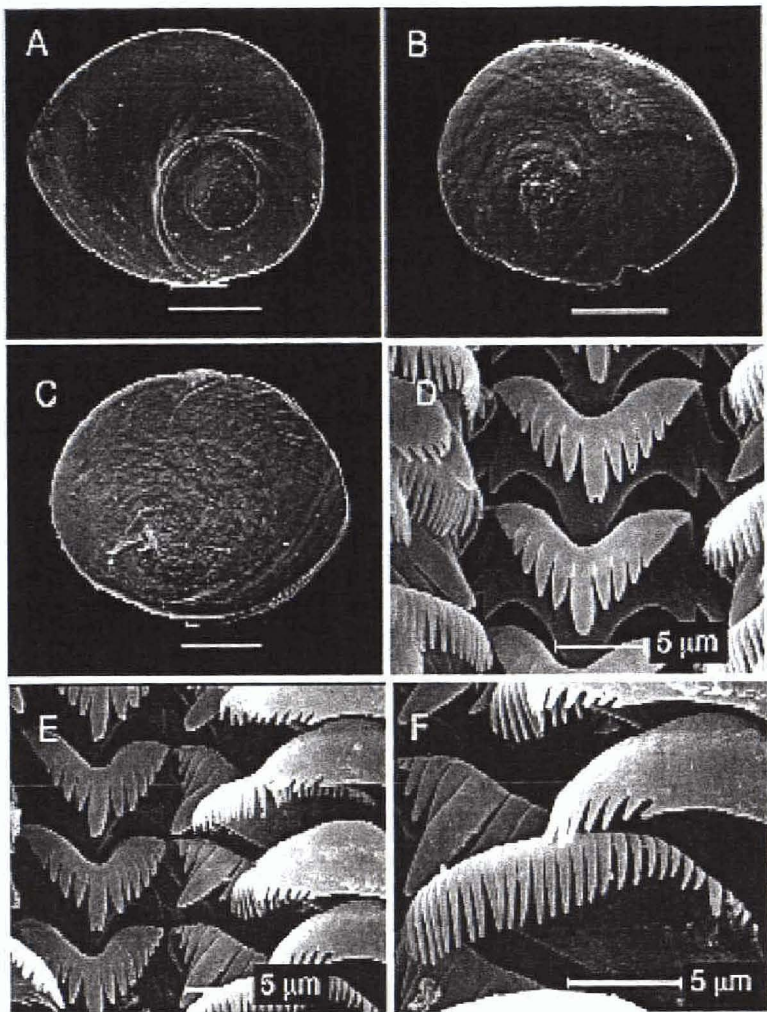


Fig. 12. Opérculos y rádula de *Actenidia baetica*. A, B y C. Opérculos procedentes de la localidad de Priego de Cordoba, Córdoba. D, E y F. Rádulas procedentes de Cabra, Córdoba. A. Cara externa del opérculo. B-C. Cara interna del opérculo. D. Diente central de la rádula. E. Dientes centrales, laterales, marginales internos y externos. F. Diente lateral, marginal interno y externo. Escala de las figuras A-C: 200 µm.

Tabla 7. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 2- Almedinilla (Fuente del Piojo) (localidad tipo); 1- Priego de Córdoba; 3- Cabra.

	Total	1	2	3
	Media ± S.D.; C.V (Máx-Min)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Min)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Min)	Media (n= 1)
Pr. L	0,52 ± 0,03; 0,05 (0,54-0,49) (n= 3)	0,54 (n= 1)	0,49 (n= 1)	0,53
Pr. W	0,25 ± 0,03; 0,10 (0,27-0,22) (n= 3)	0,24 (n= 1)	0,27 (n= 1)	0,22
P L	0,35 ± 0,06; 0,17 (0,44-0,29) (n= 7)	0,38 ± 0,07; 0,18 (0,44-0,30) (n= 4)	0,33 ± 0,06; 0,18 (0,37-0,29) (n= 2)	0,31
P W	0,09 ± 0,01; 0,10 (0,11-0,08) (n= 7)	0,09 ± 0,01; 0,10 (0,10-0,08) (n= 4)	0,09 ± 0,01; 0,13 (0,10-0,08) (n= 2)	0,08
Longitud cabeza	0,59 ± 0,07; 0,12 (0,68-0,51) (n= 4)	0,59 ± 0,08; 0,14 (0,68-0,51) (n= 3)		0,58
L pene/L cabeza	0,65 ± 0,13; 0,20 (0,83-0,53) (n= 4)	0,69 ± 0,13; 0,19 (0,83-0,58) (n= 3)		0,53

Sistema genital femenino (Tabla 8). En posición natural, el oviducto renal forma un lazo cerrado que no deja ninguna luz (Fig. 13E). La genitalia anterior de esta especie es prácticamente única entre todo este grupo de hidróbidos. Si bien presenta una bursa copulatrix de tamaño y forma similares a la de otras especies, los dos receptáculos seminales tienen una disposición totalmente diferente a la del resto. La bursa copulatrix tiene la típica forma de haba y un conducto en posición anteroventral de tamaño mediano en relación a la longitud de la bursa (40-80%) (Fig. 13F). En la región posterior, la bursa sobresale notoriamente de la glándula del albumen. El doble receptáculo seminal está situado en posición 1, es decir, cercano al conducto de la bursa. El primer receptáculo seminal, esto es, el más próximo al conducto de la bursa, es muy largo, de tipo piriforme y se distingue claramente por estar apoyado, en posición natural, sobre la bursa copulatrix. En algunos casos, su ápice está doblado, por lo que, a primera vista, puede parecer más corto. El segundo receptáculo

Tabla 8. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Almedinilla (Fuente del Piojo) (localidad tipo); 2- Priego de Córdoba; 3- Cabra; 4- Almedinilla (Fuente Bajera).

	Total	1	2	3	4
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media (n= 1)
Op L	0,52 \pm 0,08; 0,15 (0,65-0,43) (n= 11)	0,49 \pm 0,09; 0,19 (0,65-0,43) (n= 5)	0,57 \pm 0,09; 0,16 (0,63-0,50) (n= 2)	0,54 \pm 0,05; 0,10 (0,58-0,47) (n= 3)	0,57
Op W	0,32 \pm 0,06; 0,17 (0,44-0,27) (n= 11)	0,31 \pm 0,05; 0,16 (0,39-0,27) (n= 5)	0,39 \pm 0,06; 0,16 (0,44-0,35) (n= 2)	0,29 \pm 0,04; 0,13 (0,34-0,27) (n= 3)	0,35
G.a. L	0,28 \pm 0,09; 0,31 (0,42-0,21) (n= 5)	0,30 \pm 0,11; 0,35 (0,42-0,22) (n= 3)	0,21 (n= 1)		0,27
C.g. L	0,21 \pm 0,09; 0,43 (0,31-0,09) (n= 5)	0,16 \pm 0,07; 0,44 (0,22-0,09) (n= 3)	0,29 (n= 1)		0,31
RS1-1 L	0,13 \pm 0,05; 0,36 (0,19-0,06) (n= 8)	0,07 \pm 0,01; 0,11 (0,07-0,06) (n= 2)	0,15 \pm 0,05; 0,02 (0,19-0,12) (n= 2)	0,15 \pm 0,03; 0,22 (0,19-0,12) (n= 3)	0,13
RS1-2 L	0,10 \pm 0,04; 0,44 (0,15-0,04) (n= 4)	0,04 (n= 1)	0,15 (n= 1)	0,10 (n= 1)	0,12
L cavidad del manto	0,55 \pm 0,10; 0,19 (0,73-0,43) (n= 6)	0,49 \pm 0,05; 0,10 (0,53-0,43) (n= 4)	0,66 \pm 0,11; 0,17 (0,73-0,58) (n= 2)		
Op L/L cavidad paleal	0,81 \pm 0,14; 0,17 (1,00-0,68) (n= 4)	0,88 \pm 0,10; 0,11 (1,00-0,82) (n= 3)	0,68 (n= 1)		
BC L	0,24 \pm 0,05; 0,19 (0,30-0,15) (n= 11)	0,20 \pm 0,04; 0,23 (0,26-0,15) (n= 5)	0,29 \pm 0,02; 0,05 (0,30-0,28) (n= 2)	0,26 \pm 0,01; 0,03 (0,27-0,25) (n= 3)	0,23
BC W	0,16 \pm 0,04; 0,28 (0,24-0,11) (n= 11)	0,14 \pm 0,03; 0,19 (0,17-0,11) (n= 5)	0,17 \pm 0,03; 0,05 (0,19-0,15) (n= 2)	0,20 \pm 0,04; 0,21 (0,24-0,16) (n= 3)	0,11
dbc L	0,15 \pm 0,06; 0,40 (0,27-0,06) (n= 8)	0,11 \pm 0,04; 0,34 (0,15-0,06) (n= 4)	0,19 (0,27-0,17) (n= 1)	0,22 \pm 0,07; 0,33 (n= 2)	0,15

seminal, situado inmediatamente posterior, es también muy largo y, a veces, está apoyado a lo largo del oviducto renal. Ambos receptáculos se distinguen por el color amarillo o rosa nacarado del esperma que contienen. En este caso no podríamos hablar de un RS1 y un RS2 porque ambos ocupan la posición denominada 1. Por ello, emplearemos otra terminología distinta utilizando el nombre RS1-1 para referirnos al que se sitúa más próximo al conducto de la bursa y RS1-2 para designar al receptáculo situado detrás. Aunque el tamaño de ambos varía, normalmente el RS1-1 es mayor.

La cápsula glandular es, generalmente, algo menor que la glándula del albumen aunque su tamaño relativo puede variar mucho. El oviducto paleal tiene una longitud similar a la de la cavidad del manto y no presenta ningún estrechamiento entre la cápsula glandular y la glándula del albumen (Fig. 12E).

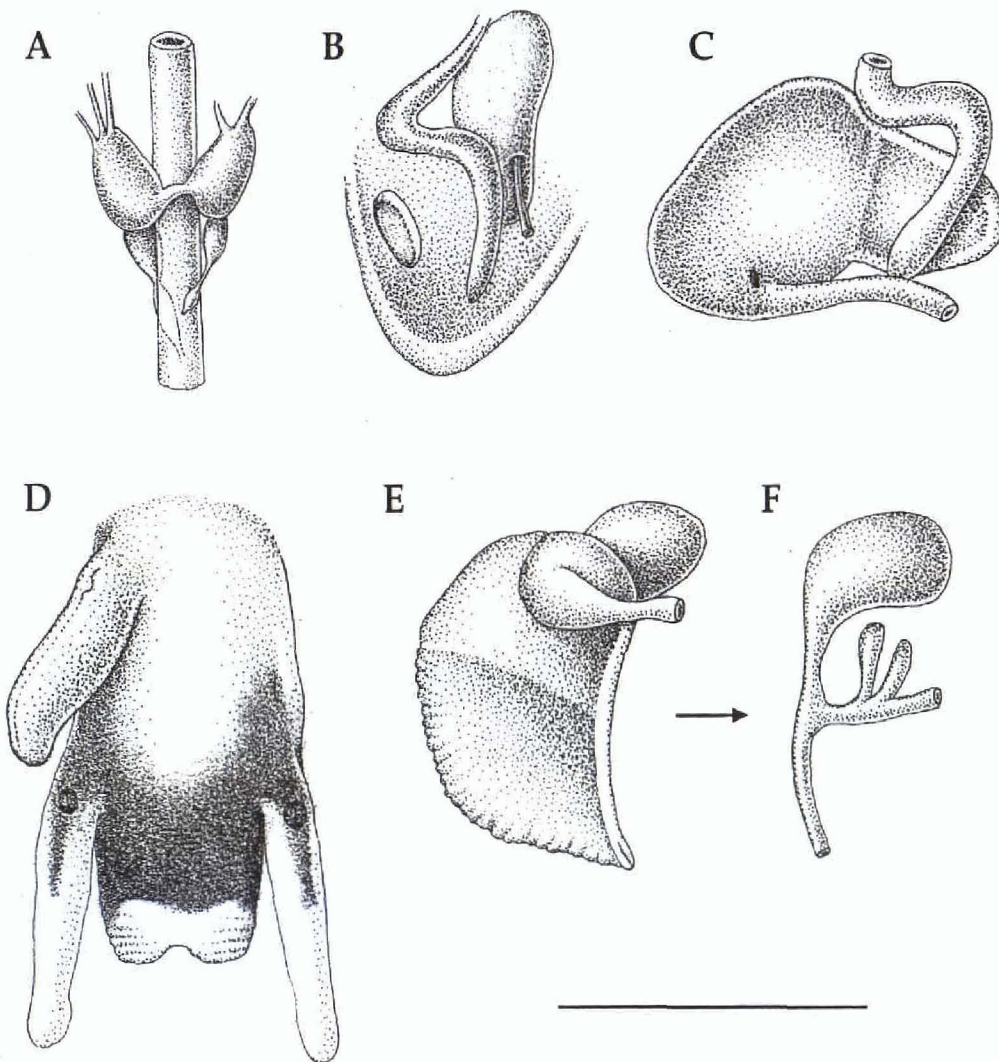


Fig. 13. Anatomía de *Actenidia baetica*. A. Sistema nervioso parcial. B. Cavidad paleal con próstata, osfradio y recto. C. Sistema digestivo anterior. D. Cabeza de macho y pene. E y F. Sistema genital anterior femenino completo (E) y detalle de la bursa y receptáculos seminales tras eliminar el oviducto paleal (F). Escala: 500 μ m.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie se conoce en cuatro localidades en la provincia de Córdoba. En la Fuente del Piojo (Almedinilla), los ejemplares se recogieron adheridos a las piedras del regato que nace y discurre junto a la fuente. En la Fuente del Río, en Cabra, se encontraron en un conducto o canal que unía la misma fuente con el pueblo.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium* sp., *Melanopsis* sp., *Acroloxus* sp., *Theodoxus* sp., *Lymnaea truncatula*, *Potamopyrgus antipodarum* y *Pseudamnicola* sp.

VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA. Las diferencias encontradas entre las distintas poblaciones de esta especie se basan fundamentalmente en la pigmentación corporal, la longitud del osfradio, el sistema digestivo y en la longitud de algunas estructuras de la genitalia femenina.

Tal y como se ha mencionado con anterioridad, existen ciertas diferencias pigmentarias a nivel interpoblacional. De este modo, en los ejemplares de Cabra, la cabeza y el resto del cuerpo estaban intensamente pigmentados. Sin embargo, en los de Almedinilla (Fuente del Piojo) y los de Priego de Córdoba, la pigmentación era generalmente más débil aunque, a veces, también se encontraron ejemplares de color oscuro, similar a los de Cabra. La longitud del osfradio es mayor en los de Priego de Córdoba pero, debido al escaso número de ejemplares disponibles, no se pueden asignar diferencias significativas.

A diferencia de lo que sucede en la mayoría de las especies de este grupo, algunas características del sistema digestivo de *A. baetica* varían entre las distintas poblaciones. Así, lo normal es que se produzcan variaciones en cuanto a la forma del recto en la cavidad paleal y a la disposición del lazo del intestino sobre el saco del estilo, dos caracteres que se utilizan habitualmente en la construcción de las relaciones filogenéticas interespecíficas. En los ejemplares de Cabra el intestino se pliega más que en los de otras localidades. Sin embargo, no se trata de un carácter constante, ya que en esta misma población también encontramos individuos que tienen el asa rectal poco plegada, en contacto en toda su extensión con la próstata o el oviducto paleal. En el resto de las poblaciones, el pliegue intestinal es bastante suave.

En los ejemplares de Priego de Córdoba el saco del estilo no sobresale por delante del pliegue intestinal, pero en los de Almedinilla (Fuente del Piojo), casi la mitad del saco del estilo destaca anteriormente, de forma que el lazo intestinal queda situado por encima de la zona media del mismo.

El modelo de genitalia de las poblaciones de esta especie se mantiene uniforme y sólo hay diferencias en los tamaños relativos de determinadas estructuras como las glándulas del oviducto paleal. Destaca también la localidad tipo, con un tamaño de los receptáculos seminales muy inferior al de la media. Sin embargo, es necesario añadir que se han observado más hembras de esta población que no han podido ser

medidas pero que parecían tener receptáculos mayores. El conducto de la bursa puede llegar a ser muy largo en los ejemplares de la población de Cabra. En cuanto a la genitalia masculina, no existe variación salvo en la pigmentación. Tal y como se ha mencionado antes, ésta es muy sutil y sólo ha sido observada en un ejemplar de la localidad tipo y en otro de Priego de Córdoba.

OBSERVACIONES. Esta especie presenta una serie de características que, en su conjunto, le confieren una gran singularidad en relación a las demás especies del grupo. En primer lugar, la existencia de dos receptáculos seminales próximos al conducto de la bursa, peculiaridad que se mantiene constante en todas las poblaciones y que no se da en ninguna otra especie de este grupo. Sólo *Islamia aitanica* presenta también dos receptáculos seminales juntos, pero en esta especie, no existe bursa copulatrix. En segundo lugar, carece de ctenidio, rasgo que, sin embargo, no es único, dado que lo comparten también otras cinco especies de este grupo de hidróbidos valvatoides (*Boetersiella davisi*, *B. sturmi*, *Chondrobasis levantina*, *Islamia aitanica* y, ocasionalmente, *I. henrici*). También destaca la gran variabilidad en cuanto a los modelos de pigmentación cefálica y el tamaño del pene, que es el de menor longitud de entre todas estas especies, lo cual, unido a la habitual carencia de pigmentación y a la ausencia de estructuras glandulares anejas, hace que, en muchas ocasiones, sea prácticamente indistinguible. Por otra parte, presenta una inusual variabilidad fenotípica en el digestivo anterior, fundamentalmente en la disposición del lazo intestinal respecto al saco del estilo y en la situación del recto en la cavidad paleal.

ARGANIELLA Giusti y Pezzoli, 1980

ESPECIE TIPO: *Arganiella pescei* Giusti y Pezzoli, 1980.

DIAGNOSIS (véase Giusti y Pezzoli, 1981). Las conchas son de tipo valvatiforme, con 3,5 vueltas de espira aproximadamente y una protoconcha con la microescultura levemente punteada. El ombligo está medianamente abierto y los labios interno y externo son finos. La abertura generalmente es redondeada y frontal, aunque en ocasiones apunta hacia el ombligo. El labio externo es recto de perfil y no presenta ninguna sinuosidad. El opérculo es ovalado, córneo y paucispiral, tiene un núcleo casi central y está desprovisto de ganchos o excrescencias. La rádula es típicamente taenioglosa y su diente central tiene dos cúspides basales a cada lado. En relación al sistema nervioso, se observa que el esófago, por detrás del conectivo cerebroideo, forma un lazo que oculta los ganglios de la parte izquierda. El conectivo que une los ganglios pleural derecho y supraesofágico es largo mientras que el que une el pleural izquierdo y el subesofágico es corto. El ctenidio está bien desarrollado. El osfradio se sitúa en posición centro-posterior al ctenidio. El recto, en la cavidad paleal, adopta forma de U. No existe ciego gástrico. La genitalia anterior femenina está compuesta por una bursa copulatrix bien desarrollada y un único receptáculo seminal situado en posición 1. De la genitalia masculina destaca un pene estrecho, puntiagudo y simple.

INTRODUCCIÓN. El género *Arganiella* está descrito en los Apeninos italianos y hasta ahora estaba representado por una sola especie, *A. pescei*. Las diferencias con *A. tartessica* residen en que esta última presenta conchas más estilizadas, un mayor número de vueltas de espira, pigmentación cefálica y corporal, un menor número medio de lamelas, un saco del estilo más alargado, una bursa copulatrix piriforme y pigmentación en la región distal del pene.

Arganiella pescei ha sido comparada (Giusti y Pezzoli, 1981) con *Valvata exilis*, también denominada *Horatia exilis* por Boeters (1974). Esta especie, localizada en el sur de Francia, era, para este autor, el representante del género *Horatia* en el oeste de Europa (Boeters, 1974). Sin embargo, las diferencias entre *H. exilis* y la especie tipo del género, *H. klecakiana*, que serán mencionadas posteriormente en la descripción del género *Boetersiella*, parecen mostrar una mayor afinidad morfológica entre *H. exilis* y *A. pescei* (frente a *H. klecakiana*), tal y como ha sido sugerido por los autores italianos. De hecho, actualmente se considera a esta especie como *Arganiella exilis* (A. Bertrand y R. Bernasconi, com. pers.). De esta forma, "la relevancia biogeográfica de este hecho, que revelaría la afinidad de los Hydrobioidea del agua subterránea de la Italia apenínica y del sur de Francia" (Giusti y Pezzoli, 1981), se pone más de mani-

fiesto al ampliar el número de especies de este género y al extender su distribución geográfica a la región suroccidental de la península Ibérica.

Arganiella tartessica n. sp.

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo. Holotipo (Fig. 14A).

Otras localidades. Se examinaron unas conchas de *Arganiella exilis* cedidas por A. Bertrand, procedentes de sedimentos de Boyne-Addisan, Hérault.

En la península Ibérica, esta especie se ha encontrado en varias fuentes localizadas en las provincias de Huelva y Badajoz.

Lavaderos en Cortelazor, Huelva (localidad tipo) (UTM: 29SQB0801) (16/7/1989, 25/6/1997) (E. R.; R. A. y L.B.). Acequia en Fuenteheridos, Huelva (UTM: 29SQB0597) (15/7/1989, 25/6/1997) (E. R., R. A. y L. B.). Ermita Virgen de los Ángeles, Peña de Arias Montano, Alajar, Huelva (UTM: 29SQB052949) (15/7/1989, 25/6/1997) (E. R.; R. A. y L. B.). Fuente Abariego, Valle de Santa Ana, Badajoz (UTM: 29SPC931488) (22/11/1996) (B. A. y S. J.). Fuente La Regina, Valle de Santa Ana, Badajoz (UTM: 29SPC931488) (14/10/1992) (E. R.).



LOCALIDAD TIPO. Lavaderos en Cortelazor, Huelva (UTM: 29SQB0801).

ETIMOLOGÍA. El nombre "tartessica" deriva de "tartesio", pueblo hispánico prerromano que habitaba la Tartésida, región situada en el occidente de la actual Andalucía.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 9). Las conchas son del tipo denominado deprimida-troquiforme o valvatiforme, sensiblemente más anchas que altas (Figs. 14A-E). El número de vueltas de espira ronda los 3,5 aunque este valor oscile entre 3,2 y 4 (Figs. 14I, J). La protoconcha tiene 1,5 vueltas de espira, un diámetro de 348 μm , aproximadamente, y un núcleo estrecho que mide alrededor de 126 μm de anchura (Figs. 14Ñ, O). La abertura es redondeada u oval y generalmente frontal, si bien hay conchas con la abertura girada hacia el ombligo (Fig. 14D). El labio externo es fino. La abertura, de perfil, tiene una forma recta (Figs. 14F-H). El labio interno es fino y se repliega ligeramente sobre el ombligo (Fig. 14E). Éste es ancho (Figs. 14K-M), tiene un diámetro aproximado de 354 μm y posee, frecuentemente, una cápsula ovígera en su interior con un

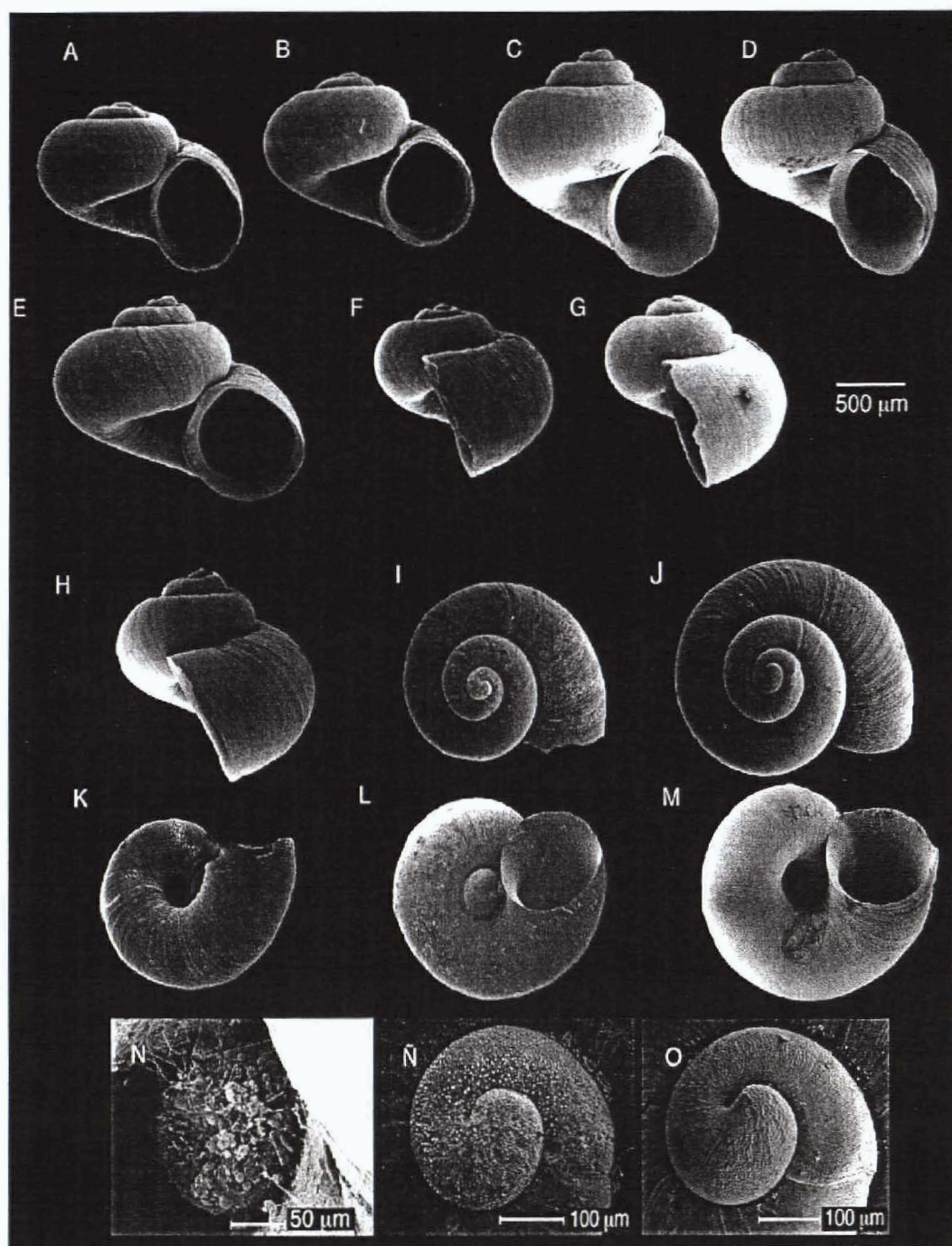


Fig. 14. Conchas de *Arganiella tartessica*. A, B, F, I, K, Ñ. Conchas procedentes de Cortelazor, Huelva (localidad tipo). A. Holotipo. C, D, G, L, M. Conchas procedentes de la población del Valle de Santa Ana (Badajoz). E, H, J, O. Conchas procedentes de Alajar. A-D. Conchas de frente. F-H. Conchas de perfil. I, J. Vista apical de la concha. K-M. Ombligo. Nótese en la figura L, el ombligo con una cápsula ovígera en su interior. N. Detalle de una cápsula ovígera de una concha de la población de Fuenteheridos.

diámetro aproximado de $245\ \mu\text{m}$ (Fig. 14L). Estas cápsulas transparentes contienen embriones en diferentes estadios de desarrollo y se pueden encontrar tanto en machos como en hembras. Normalmente, solo hay una cápsula en cada ombligo (Fig. 14N), pero, en varias ocasiones, se han observado dos y tres cápsulas de menor tamaño situadas juntas en el interior del ombligo.

Tabla 9. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Cortelazor, Huelva (*n= 8) (localidad tipo); 2- Fuenteheridos, Huelva; 3- Valle de Santa Ana, Badajoz (*n= 19).

	1	2	3
	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 30)	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 12)	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 20)
SL	1,15 ± 0,08; 0,07 (1,33-0,98)	1,18 ± 0,08; 0,07 (1,33-1,03)	1,36 ± 0,12; 0,09 (1,65-1,20)
SW	1,49 ± 0,08; 0,06 (1,71-1,37)	1,33 ± 0,07; 0,05 (1,50-1,20)	1,58 ± 0,12; 0,08 (1,73-1,29)
SL/SW	0,77 ± 0,05; 0,07 (0,91-0,63)	0,88 ± 0,04; 0,04 (1,00-0,85)	0,86 ± 0,08; 0,09 (1,07-0,72)
AH	0,77 ± 0,04; 0,05 (0,87-0,70)	0,76 ± 0,04; 0,05 (0,84-0,69)	0,87 ± 0,04; 0,05 (0,97-0,76)
LBW	1,02 ± 0,08; 0,07 (1,18-0,84)	1,05 ± 0,06; 0,06 (1,15-0,94)	1,19 ± 0,11; 0,09 (1,47-1,06)
WBW	1,11 ± 0,08; 0,07 (1,29-0,98)	1,02 ± 0,05; 0,05 (1,11-0,89)	1,23 ± 0,15; 0,12 (1,75-1,03)
AmL	0,70 ± 0,03; 0,05 (0,79-0,61)	0,72 ± 0,04; 0,06 (0,79-0,64)	0,82 ± 0,07; 0,09 (0,95-0,65)
AmW	0,61 ± 0,03; 0,05 (0,69-0,58)	0,59 ± 0,03; 0,06 (0,65-0,53)	0,71 ± 0,05; 0,06 (0,78-0,61)
WPW	0,53 ± 0,05; 0,10 (0,66-0,44)	0,49 ± 0,05; 0,11 (0,58-0,42)	0,60 ± 0,04; 0,07 (0,70-0,54)
WAW	0,23 ± 0,03; 0,11 (0,28-0,18)	0,26 ± 0,06; 0,23 (0,40-0,20)	0,25 ± 0,02; 0,10 *(0,30-0,20)
NSW	3,50 ± 0,00; 0,00 *(3,50-3,50)	3,39 ± 0,13; 0,03 (3,50-3,25)	3,75 ± 0,25; 0,06 *(4,00-3,25)

En las poblaciones de Cortelazor y Badajoz, las conchas están cubiertas de una capa de color negro. Sin embargo, en Fuenteheridos y Alajar, las conchas están limpias y permite distinguir el periostraco de color amarillo-transparente.

Opérculo (Tabla 10). El opérculo es amarillento, ovalado-redondeado, paucispiral y tiene un núcleo en posición central cuyas vueltas de espira son altas y muy redondeadas (Fig. 15B). La impresión muscular en su cara interna es redondeada (Fig. 15A).

Tabla 10. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de Cortelazor, Huelva (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 12)	0,60	0,04	0,07	0,66	0,51
OW (n= 12)	0,52	0,03	0,07	0,55	0,42
OLWL (n= 6)	0,22	0,01	0,07	0,24	0,20
OLWW (n= 6)	0,17	0,01	0,08	0,18	0,14
NL (n= 6)	0,24	0,01	0,07	0,27	0,23
NW (n= 6)	0,32	0,03	0,10	0,36	0,26
OL/OW (n= 12)	1,16	0,05	0,04	1,23	1,07

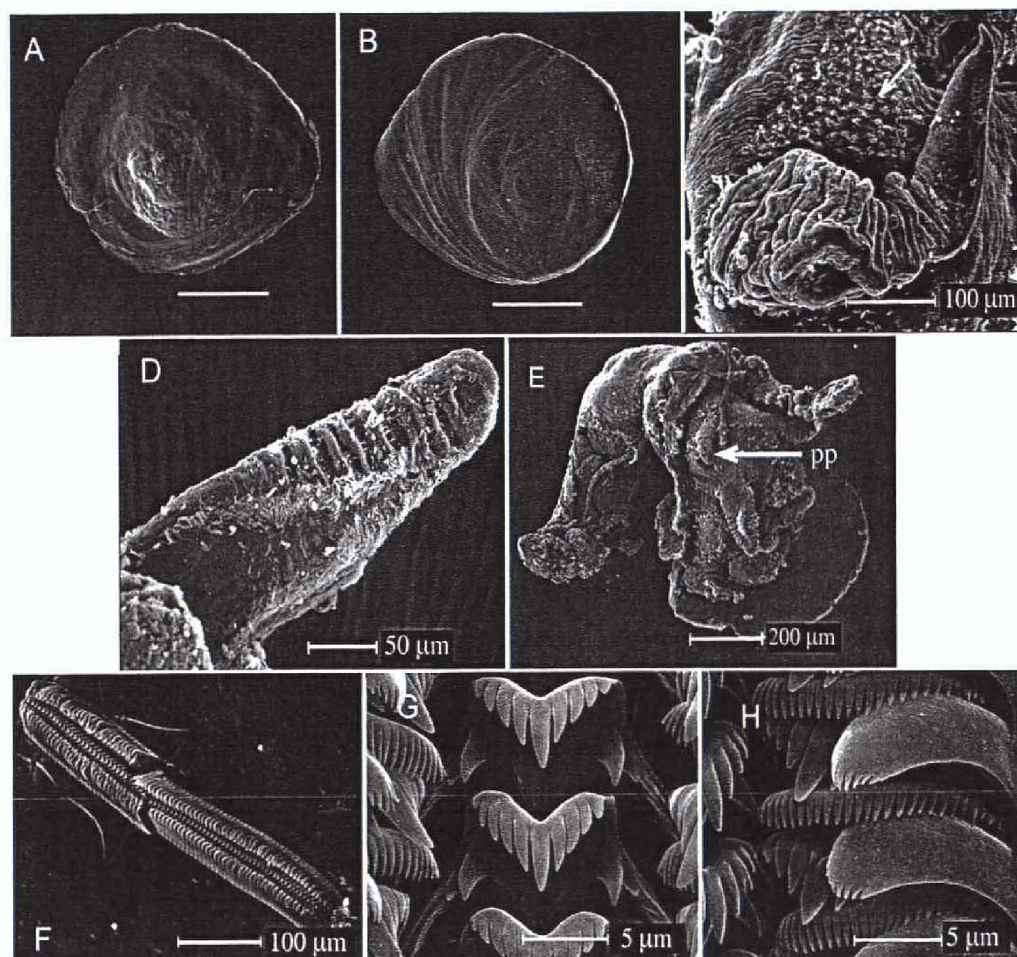


Fig. 15. Opérculos, anatomía externa y rádula de *Arganiella tartessica*. A, B, F, G y H. Ejemplares procedentes de la localidad de Cortelazor (Huelva). C, D y E. Ejemplares procedentes de la localidad de Fuenteheridos (Huelva). A y B. Caras interna y externa del opérculo. C Cabeza de macho y pene. Obsérvese el contorno del conducto peneal en la base del mismo y la región ciliada en el región post-ocular de la cabeza. D. Detalle de las bandas ciliadas en el tentáculo. E. Cabeza de hembra y pseudopene. F. Rádula completa. G. Diente central de la rádula. H. Dientes lateral, marginales interno y externo. Escala figuras A, B: 200 μ m. Abreviaturas. pp: pseudopene.

Cabeza-pie. Esta especie posee dos modelos de pigmentación cefálica. Por un lado, encontramos individuos con la cabeza completamente oscura, el morro algo más tenuemente pigmentado y una banda despigmentada longitudinal en el centro de la cabeza (Fig. 16A). Los tentáculos presentan una línea oscura longitudinal que llega prácticamente hasta la punta, la cual se encuentra totalmente despigmentada. Otros individuos presentan una pigmentación menos profusa y, aunque los tentáculos son iguales que los primeros, el resto de la cabeza está despigmentada, salvo en la región periférica y posterior de los ojos, en donde aparece una banda longitudinal oscura (Fig. 16B). En este modelo, el morro está totalmente despigmentado salvo por unas pequeñas manchas en los márgenes laterales, muy próximos a la base de los tentáculos. Los dos modelos de pigmentación cefálica se pueden encontrar dentro de una misma población. En una ocasión y de manera aislada, se observó al MEB, un ejemplar que poseía una región ciliada en la zona derecha de la cabeza, entre el ojo y la base del pene (Fig. 15C).

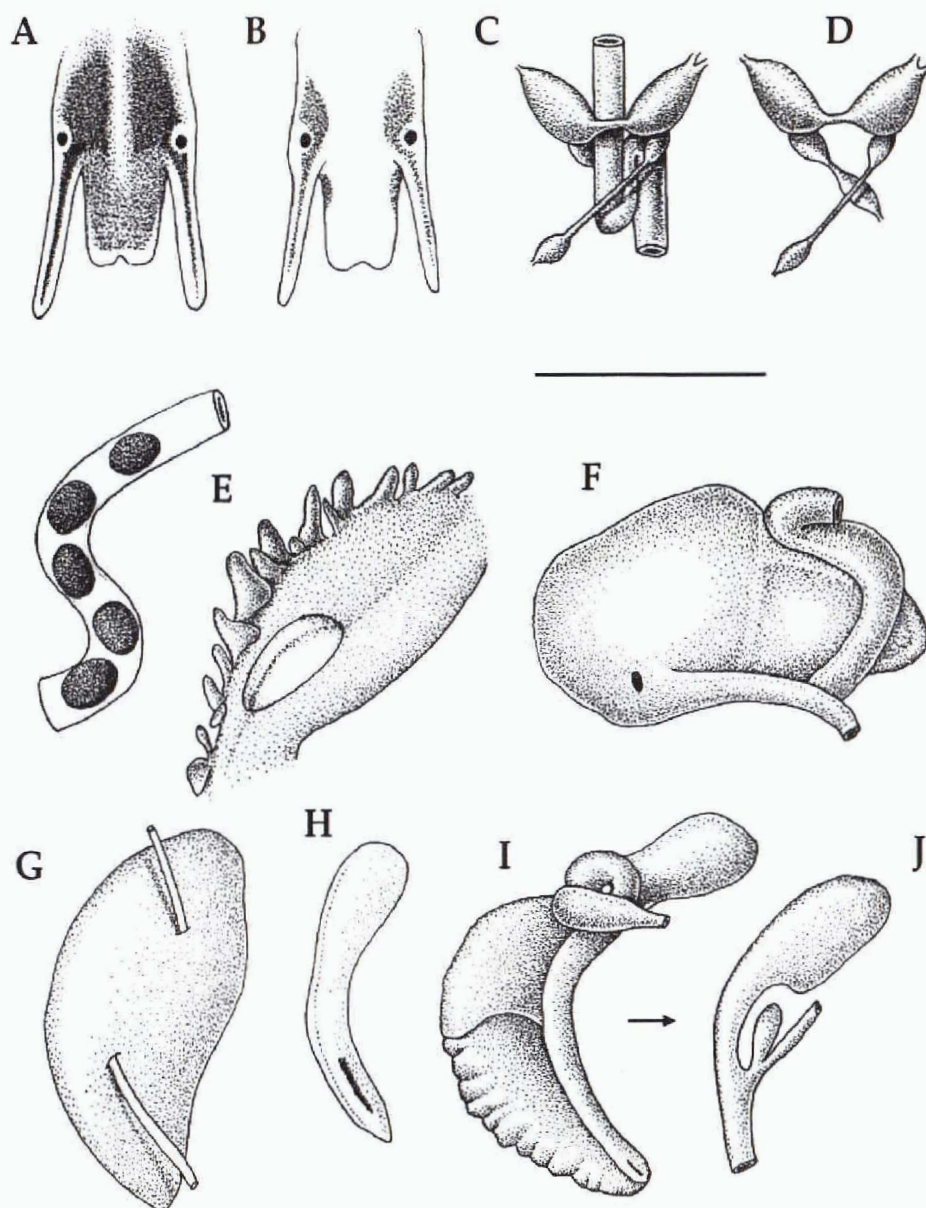


Fig. 16. Anatomía de *Arganiella tartessica*. A y B. Modelos de pigmentación cefálica. C y D. Sistema nervioso parcial. E. Cavity paleal con ctenidio, osfradio y recto. F. Sistema digestivo anterior. G. Próstata. H. Pene. I. Sistema genital anterior femenino completo y (J) detalle de la bursa y receptáculo seminal tras eliminar el oviducto paleal. Escala: 500 μ m.

Estos cilios son cortos y están dispuestos en grupos. Este rasgo no ha vuelto a ser observado en ningún otro ejemplar. Los tentáculos cefálicos presentan unas bandas ciliares que discurren a lo largo de la región lateral derecha de los mismos (Fig. 15D). Excepcionalmente se observó una hembra de la localidad de Fuenteheridos que presentaba un pseudopene en posición análoga a la del pene masculino. Es un órgano similar al pene de los machos, pero de mucho menor tamaño, y su longitud con respecto al tamaño de la cabeza es de 0,15 mm aproximadamente (Fig. 15E). Este ejemplar presentaba, por lo demás, una genitalia perfectamente normal.

Sistema nervioso. Los ganglios cerebrales izquierdo y derecho son del mismo tamaño (Figs. 16C, D). El pleural izquierdo es algo mayor que el derecho. El conectivo supraesofágico es muy largo y el subesofágico es, en cambio, bastante corto, aunque se distingue bien, pues forma un estrecho cuello entre los ganglios adyacentes (Fig. 16D). El esófago forma un lazo a la altura del conectivo cerebroideo que, en posición natural, oculta casi todos los ganglios (Fig. 16C). Las medidas del sistema nervioso son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,29 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,19 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,22 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,19 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,16 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,38 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,08 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,51.

Pigmentación externa del manto. El epitelio externo del manto está uniformemente pigmentado de negro, excepto en la última vuelta en donde la pigmentación es más sutil con lo que es posible observar la curva intestinal de color blanco que se dibuja en esta zona. El borde del manto es de color claro.

Cavidad paleal (Tabla 11). El ctenidio está bien desarrollado, presenta un número variable de lamelas, generalmente alrededor de 14, y ocupa de largo menos de 3/4 partes de la longitud de la cavidad paleal (Fig. 16E). El osfradio es de grosor intermedio, aunque tiende a alargarse situándose en posición centro-posterior al ctenidio. Su longitud es, aproximadamente, 2,5 veces mayor que su anchura y 4 veces menor que la longitud de la cavidad paleal.

Tabla 11. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Cortelazor, Huelva (localidad tipo); 2- Valle de Santa Ana, Badajoz; 3- Fuenteheridos, Huelva.

	Total	1	2	3
	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 6)	Media ± S.D;C.V (Máx-Mín) (n= 3)	Media ± S.D;C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Os L	0,26 ± 0,02; 0,06 (0,28-0,24)	0,26 ± 0,02; 0,07 (0,28-0,25)	0,25 ± 0,02; 0,09 (0,27-0,24)	0,26
Os W	0,09 ± 0,02; 0,18 (0,10-0,06)	0,09 ± 0,01; 0,12 (0,10-0,08)	0,10 ± 0,00; 0,00 (0,10-0,10)	0,06

Sistema digestivo (Tabla 12). El saco del estilo sobresale anteriormente al lazo del intestino (Fig. 16F) y las cámaras anterior y posterior del estómago son de tamaño similar. Como es habitual entre estas especies, los primeros lóbulos del hepatopáncreas solapan a la cámara posterior del estómago. El recto, en la cavidad paleal,

forma una suave curva en U a nivel de la próstata o de la glándula paleal (Fig. 16E). Esta curva es vertical y no está inclinada hacia la región anterior. El recto finaliza muy cerca del borde del manto.

Tabla 12. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1- Cortelazor, Huelva (localidad tipo); 2- Fuenteheridos, Huelva; 3- Alajar, Huelva.

	Total	1	2	3
	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 6)	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 3)	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Ss L	0,38 ± 0,04;0,12 (0,44-0,34)	0,38 ± 0,05;0,14 (0,44-0,34)	0,37 ± 0,05;0,12 (0,40-0,34)	0,42
Ss W	0,26 ± 0,05; 0,19 (0,34-0,19)	0,23 ± 0,04; 0,17 (0,27-0,19)	0,30 ± 0,06; 0,20 (0,34-0,26)	0,28
St L	0,50 ± 0,11;0,23 (0,72-0,41)	0,54 ± 0,16;0,30 (0,72-0,41)	0,46 ± 0,06;0,13 (0,50-0,41)	0,47
St W	0,44 ± 0,07;0,17 (0,56-0,36)	0,43 ± 0,06;0,14 (0,47-0,36)	0,50 ± 0,09;0,08 (0,56-0,44)	0,38

La rádula (Tabla 13) es típicamente taenioglosa, larga (0,48%), y tiene alrededor de 75 filas de dientes (Fig. 15F). El diente central posee dos cúspides basales a cada lado (Fig. 15G). La más externa, es decir, la que se encuentra situada sobre las alas laterales del diente, a veces es tan pequeña que apenas se distingue. Ambas cúspides están bastante curvadas, pero su ápice apunta verticalmente. La distancia que separa a las cúspides internas es, aproximadamente, de 8,9 μ m. La cúspide central de este diente es muy larga y presenta cinco denticulos largos y apuntados a cada lado. Su margen superior está suavemente excavado y la lengua basal tiene forma de V. El diente lateral, que tiene la cara rectangular, posee una cúspide larga en posición central que apunta hacia el diente central y 3-4 denticulos a ambos lados de la misma que van disminuyendo de tamaño hacia los extremos (Fig. 15H).

Tabla 13. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	5+C+5/2-2
W diente central	~ 8 μ m
Fórmula diente lateral izdo.	4-C-3
Fórmula diente marginal interno	≥ 27 cúspides
Fórmula diente marginal externo	≥ 10 cúspides
L. de la rádula	~ 0,56 mm
W. de la rádula	~ 79 μ m
Nº de filas	~ 77

Sistema genital masculino (Tabla 14). La próstata tiene la típica forma de “haba” característica de este grupo y aproximadamente su mitad se encuentra situada en el interior de la cavidad paleal (Fig. 16G). El vaso eferente anterior surge de un punto cercano a su zona media. El pene es simple, puntiagudo, pequeño respecto al tamaño de la cabeza (mide aproximadamente 3/4 de la longitud total de la misma) y pigmentado de color negro en la región distal (Fig. 16H). Esta pigmentación es, en ocasiones, muy débil. El conducto peneal discurre recto y pegado al borde externo del pene. La base de éste es estrecha y no se diferencia notoriamente del resto del pene.

Tabla 14. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Cortelazor, Huelva (localidad tipo); 2- Valle de Sta. Ana, Badajoz; 3- Fuenteheridos, Huelva; 4- Alajar, Huelva.

	Total	1	2	3	4
	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Pr L	0,60 ± 0,09; 0,15 (0,74-0,52) (n= 5)	0,53 ± 0,02; 0,04 (0,55-0,52) (n= 2)	0,59 (n= 1)	0,74	0,59
Pr W	0,30 ± 0,07; 0,24 (0,40-0,22) (n= 5)	0,27 ± 0,07; 0,25 (0,31-0,22) (n= 2)	0,25 (n= 1)	0,40	0,33
P L	0,48 ± 0,13; 0,27 (0,64-0,34) (n= 6)	0,47 ± 0,14; 0,30 (0,56-0,37) (n= 2)	0,36 ± 0,02; 0,07 (0,38-0,34) (n= 2)	0,64	0,56
P W	0,09 ± 0,01; 0,15 (0,11-0,07) (n= 6)	0,10 ± 0,01; 0,12 (0,11-0,09) (n= 2)	0,08 ± 0,01; 0,07 (0,09-0,08) (n= 2)	0,07	0,08
Longitud cabeza	0,66 ± 0,06; 0,10 (0,73-0,59) (n= 4)		0,61 ± 0,04; 0,06 (0,64-0,59) (n= 2)	0,68	0,73
P L/L cabeza	0,72 ± 0,17; 0,23 (0,94-0,59) (n= 4)		0,59 ± 0,01; 0,01 (0,59-0,59) (n= 2)	0,94	0,77

Sistema genital femenino (Tabla 15). El oviducto renal forma, sobre la glándula paleal, un lazo de 360° muy cerrado (Fig. 16I), que puede ser circular o tener forma de S, como sucede en la población de Badajoz.

La genitalia anterior está constituida por una bursa copulatrix y un receptáculo seminal en posición 1 (Fig. 16J). El RS1 se sitúa en la bifurcación del conducto de la bursa con el oviducto renal y tiene una forma elongada-piriforme. No existe un RS2. La bursa copulatrix es grande en relación al oviducto paleal —mide más de 1/3 del mismo—, es piriforme y tiene un conducto de tamaño mediano, aproximadamente la mitad de largo que la bursa. En posición natural, prácticamente toda la bursa copulatrix sobresale posteriormente del oviducto paleal. Éste es voluminoso y

alrededor de 2/3 del mismo se encuentran situados en el interior de la cavidad paleal. La cápsula glandular es mayor que la glándula del albúmen y mide, aproximadamente, 3/5 de la longitud total de la cavidad paleal (Fig. 16I). El oviducto paleal no se estrangula en su zona media.

Tabla 15. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Cortelazor, Huelva (localidad tipo); 2- Fuenteheridos, Huelva; 3- Valle de Sta. Ana, Badajoz; 4- Alajar, Huelva.

	Total	1	2	3	4
	Media \pm S.D.; CV (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media \pm S.D.; CV (Máx-Mín)	Media (n= 1)
Op L	0,70 \pm 0,09; 0,12 (0,83-0,60) (n= 5)	0,72	0,64	0,67 \pm 0,09; 0,13 (0,73-0,60) (n= 2)	0,83
Op W	0,35 \pm 0,04; 0,12 (0,42-0,31) (n= 5)	0,31	0,36	0,38 \pm 0,07; 0,18 (0,42-0,33) (n= 2)	0,34
G.a. L	0,33 \pm 0,09; 0,28 (0,42-0,23) (n= 3)	0,23	0,34		0,42
C.g. L	0,40 \pm 0,09; 0,24 (0,48-0,30) (n= 3)	0,48	0,30		0,41
RS1 L	0,14 \pm 0,02; 0,18 (0,17-0,12) (n= 4)	0,14	0,12	0,15 \pm 0,03; 0,24 (0,17-0,12) (n= 2)	
BC L	0,31 \pm 0,04; 0,12 (0,34-0,27) (n= 4)	0,34	0,27	0,32 \pm 0,03; 0,09 (0,34-0,31) (n= 2)	
BC W	0,18 \pm 0,02; 0,13 (0,21-0,16) (n= 4)	0,16	0,20	0,19 \pm 0,03; 0,14 (0,21-0,17) (n= 2)	
d BC L	0,17 \pm 0,03; 0,16 (0,19-0,13) (n= 4)	0,17	0,19	0,16 \pm 0,04; 0,26 (0,19-0,13) (n= 2)	

HÁBITAT. Esta especie se localiza entre las algas verdes, debajo de las hojas y en la vegetación de las paredes que hay en los manantiales de la peña de Arias Montano (Alajar), Cortelazor y en la acequia de Fuenteheridos. En la población de Badajoz, se localiza en las piedras y vegetación de dos fuentes antiguas.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium* sp., *Physa acuta*, *Gyraulus* sp., *Lymnaea* sp. y *Ancylus* sp.

VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA. La variabilidad morfológica observada entre las poblaciones de esta especie es muy escasa. Tan sólo se aprecian diferencias en el tamaño relativo de determinadas estructuras como la concha, y algunos elementos

de la genitalia. Las conchas de los ejemplares de la población de Badajoz (Valle de Santa Ana) son más voluminosas (Figs. 14C, D) que las del resto de las poblaciones y presenta un número medio de vueltas de espira mayor, llegando incluso a cuatro. Este gran volumen corresponde fundamentalmente a las dimensiones de la última vuelta. Sin embargo, si comparamos la relación entre longitud y anchura de la concha, se descubre que es la población de Fuenteheridos (Huelva) la que presenta un valor mayor, ya que sus conchas son más estilizadas. También la abertura es mayor en la población de Badajoz. En relación a las características genitales, el tamaño muestral es demasiado pequeño como para concluir que existen diferencias significativas. Tan sólo mencionar variaciones en el tamaño total del oviducto paleal y el relativo de sus glándulas en la genitalia femenina y las diferencias en el tamaño de la próstata, del pene y de la relación de éste con el tamaño de la cabeza, en la genitalia masculina.

OBSERVACIONES. En *Hauffenia wienerwaldensis* también ha sido descrita en la región cefálica una densa zona de cilios, que coincide con la región ciliada observada en la cabeza (Fig. 15C) de *Arganiella tartessica*. Haase (1992) sugiere que podría tratarse de una forma de facilitar la locomoción en el medio intersticial.

BOETERSIELLA Arconada y Ramos, 2000

ESPECIE TIPO: *Boetersiella sturmi* (Rosenhauer, 1856).

ETIMOLOGÍA. Este género está dedicado al profesor Hans D. Boeters por sus estudios sobre los hidróbidos de la península Ibérica.

DIAGNOSIS. Las características conculógicas destacables son las siguientes: conchas troquiformes o valvatiformes, más altas que anchas y con 3-3,5 vueltas de espira. La microescultura de la protoconcha es suave o marcadamente punteada y la de la teleoconcha presenta suaves líneas de crecimiento. La abertura es frontal, oval y presenta un grueso labio interno que se pliega sobre el ombligo ocultándolo casi completamente de forma que sólo se distingue una hendidura. Por el contrario, el labio externo es muy fino. El borde externo de la abertura presenta una sinuosidad de tipo adapical. El opérculo es ovalado, delgado, generalmente de color anaranjado y presenta un núcleo en posición excéntrica o subcentral. Su callo interno está generalmente bien desarrollado. En relación a la anatomía de este género destacan los siguientes caracteres: ausencia de ctenidio en la cavidad paleal (Fig. 17C); osfradio de grosor intermedio situado cerca del cuello, muy cerca del borde interno de la cavidad paleal; en la cabeza, los lóbulos cefálicos están débilmente desarrollados y existen unos gránulos de color blanco iridiscente alrededor de los ojos; la planta del pie está despigmentada y, externamente, el manto es de color oscuro; el sistema nervioso, posee un largo conectivo supraesofágico y un corto —en ocasiones prácticamente indistinguible— conectivo subesofágico (Fig. 17A). El esófago no forma ningún lazo por detrás del conectivo cerebroideo; en cuanto al sistema digestivo, cabe destacar las siguientes peculiaridades: el pliegue del recto en la cavidad paleal es muy suave (Fig. 17B) y se apoya sobre la próstata o sobre la glándula paleal; el ano termina muy cerca del borde de esta cavidad; las heces son ovales y amarillentas; el diente central de la rádula posee sendas cúspides basales a cada lado. Dichas cúspides son verticales, es decir, no apuntan hacia el centro del diente; el diente central tiene la lengua basal cuadrada y es tan larga como la longitud de los márgenes laterales. La concavidad de su base mide más del 50% de la altura del diente; el dentículo central de este diente es romo y en cada uno de sus lados existe un número variable de pequeños dentículos; el borde superior de este diente tiene una pronunciada forma en U. La cara del diente lateral es rectangular; las cúspides del diente marginal interno están uniformemente distribuidas a lo largo del mismo y son mayores que las del diente marginal externo. La masa bucal es grande en relación al morro; el saco del estilo sobresale ligeramente por delante del lazo que forma el intestino (Fig. 17E). La cámara posterior del estómago es redondeada, no presenta ningún ciego gástrico y

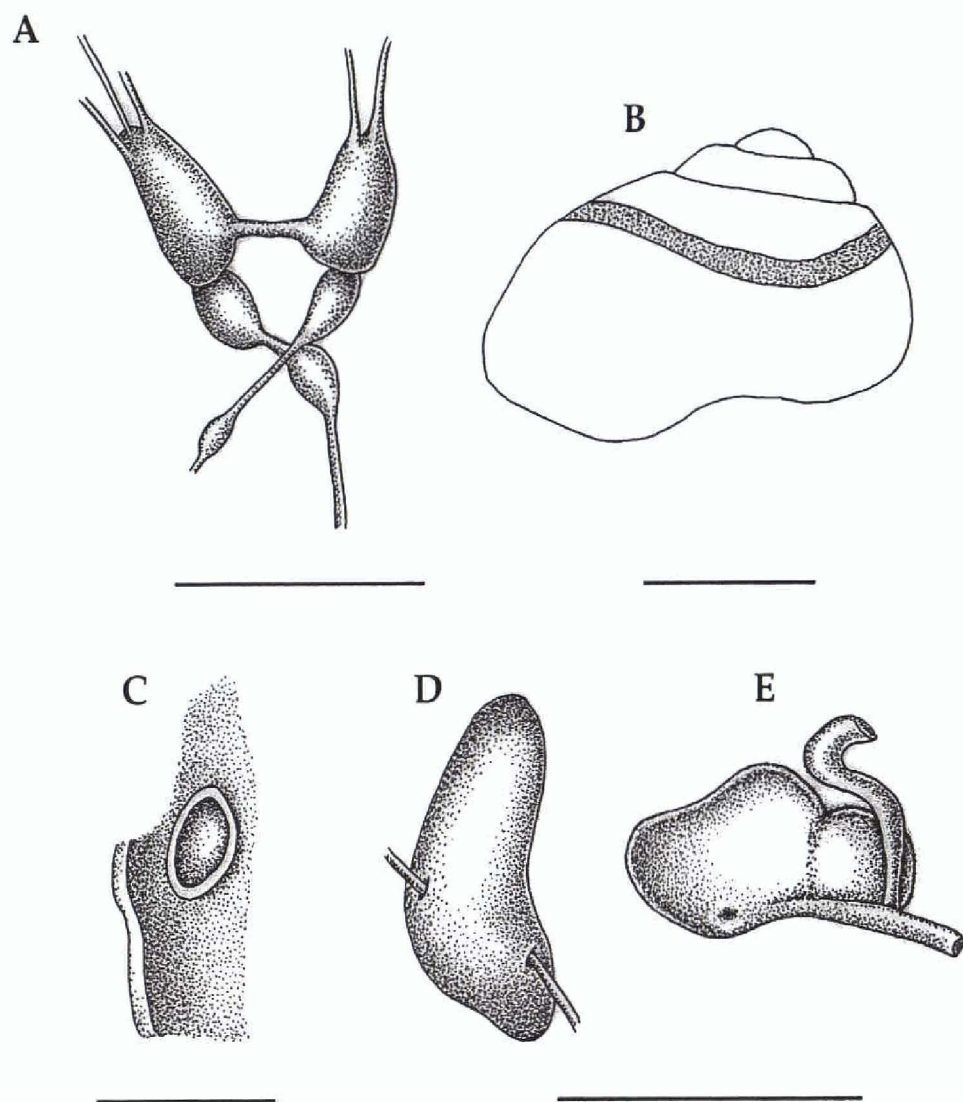


Fig. 17. Sistema nervioso, órganos paleales y sistema digestivo de *Boetersiella* y *Chondrobasis*. A. Sistema nervioso parcial. B. Vista lateral de la concha y lazo del recto en la cavidad paleal. C. Osfradio. Nótese la ausencia del ctenidio. D. Próstata. E. Estómago. Escala figura A: 250 μ m; figuras B-E: 500 μ m.

es ligeramente inferior a la cámara anterior. El riñón es alargado y se sitúa completamente por detrás de la cavidad paleal. La genitalia anterior femenina se caracteriza fundamentalmente por la presencia de una voluminosa bursa copulatrix y un único receptáculo seminal situado en posición 2 el cual, en posición natural, se apoya sobre la bursa copulatrix. La forma y posición de este receptáculo varía entre las especies de este género. El oviducto renal forma un lazo abierto y redondeado. La cápsula glandular constituye más de la mitad del oviducto paleal, es amarillenta y, frecuentemente, posee puntos negros en su superficie. La bursa copulatrix sobresale claramente del oviducto paleal. En relación al sistema genital masculino, los lóbulos anteriores del testículo solapan la cámara posterior del estómago. Los pliegues anteriores de la vesícula seminal solapan el estómago y penetran en la próstata en su zona media. Aproximadamente la mitad de la glándula prostática (Fig. 17D) se sitúa

en el interior de la cavidad paleal. El vaso deferente parte de un punto situado muy próximo a su región más anterior. El pene es simple, despigmentado, de sección cilíndrica y se estrecha gradualmente hacia la punta. La base del mismo está ensanchada con respecto al resto del pene.

INTRODUCCIÓN. El género *Boetersiella*, está compuesto por dos especies, *B. davisi* y *B. sturmi*, la primera de ellas nueva, mientras que la segunda fue descrita anteriormente, pero su anatomía era desconocida hasta la fecha. Las especies de este género se distribuyen por el sur peninsular, concretamente en las provincias de Granada y Jaén (Fig. 18).

Boetersiella sturmi, ha sido relacionada en el pasado con los géneros *Paludina*, *Hauffenia* y *Horatia*. Éste último, cuya especie tipo es *H. klecakiana*, vive en fuentes de Dalmacia, Bosnia y Albania. Posteriormente, el rango geográfico de este género se ha extendido a Turquía (Taylor, 1966), Italia (Pollonera, 1898), Francia (Boeters, 1974), Grecia (Schütt, 1980) y España (Boeters, 1988). Se ha discutido mucho sobre las especies agrupadas en torno a este género (Dolfuss, 1912; Sturany y Wagner, 1914; Thiele, 1929; Kuscer, 1933, 1935; Wenz, 1938; Hadzisce, 1956; Binder, 1957; Jaeckel, *et al.*, 1957) y varios han sido los subgéneros relacionados con él (Bernasconi, 1992): *Hauffenia*, del sureste de Europa; *Neohoratia*, del sureste y suroeste de Europa y del Cáucaso; *Daudebardiella*, de Turquía (Haas, 1930; Taylor, 1966); *Daphniola*, de Grecia y Ker-



Fig. 18. Distribución geográfica de las especies del género *Boetersiella* en la península Ibérica.

kia, de Eslovenia. Actualmente se tiende a considerarlos como géneros propios (Bole, 1970; Boeters, 1974; Radoman, 1983).

Paludina sturmi fue descrita por Rosenhauer (1856) en base a caracteres conquiológicos de una población encontrada en un pequeño arroyo en Sierra Jarana (= Sierra Harana), Granada. Esta especie es citada posteriormente en varios trabajos (Haas, 1927; Hinz *et al.*, 1988 y Bech, 1990) por sus características conquiológicas. Años más tarde, Boeters (1981), compara el ejemplar tipo con dos series recogidas por Gasull en 1978 en la provincia de Castellón (conservadas en el Rijkmuseum für Naturkunde, en Vienna, Austria), y las identifica con la especie de Sierra Harana. Este autor incluye un dibujo del pene y del sistema genital femenino en el que no distingue ni bursa copulatrix ni receptáculo seminal y la denomina *Hauffenia* (*Neohoratia*) *sturmi*. En su revisión de los hidróbidos ibéricos, Boeters (1988) menciona la existencia de ambos órganos como una característica morfológica del género *Hauffenia* pero la denomina *Horatia* (?) *sturmi* por la forma "de aguja" del pene, similar al de las demás especies de este género. La duda manifestada en esta adscripción se basa en la falta de un RS1 característico de la especie tipo *H. klecakiana*. Tras el estudio de numerosas poblaciones tanto de la localidad tipo como de las provincias de Castellón, Valencia, Alicante, Teruel y Cuenca, y el estudio profundo y detallado de la variabilidad morfológica de las mismas, se concluye que se trata de dos grupos poblacionales claramente distinguibles. Por una parte, las poblaciones del este peninsular y por el otro, las de la provincia de Granada, ambas unidades separadas en dos géneros diferentes que han sido denominados *Chondrobasis* y *Boetersiella*, respectivamente. Además, se describe una nueva especie, *Boetersiella davisi*, localizada también en Granada. Como se irá mencionando a lo largo del texto, ambos géneros, a pesar de compartir muchos caracteres, pueden ser diferenciados por determinados aspectos de su genitalia masculina y femenina fundamentalmente, además de por caracteres moleculares (véase capítulo V).

Según Boeters (1988), el género *Horatia* está representado en la península Ibérica por solo dos especies: *H. (?) sturmi* y *H. gatoa*. *Horatia gatoa* parece muy similar a *H. exilis*, especie representante del género *Horatia* en el oeste de Europa (Boeters, 1974). Sin embargo, ésta presenta algunas diferencias anatómicas con *H. klecakiana* (especie tipo) como son la presencia de un pene simple, un recto con forma de V y un único receptáculo seminal (RS1). Estas diferencias sugieren que podría asignarse a otro género distinto de *Horatia* (Manganelli *et al.*, 1998), tal y como será discutido en el apartado correspondiente a esta especie. Desgraciadamente no se ha podido estudiar *H. gatoa* porque se trata de una especie de la que no se dispone de material conservado y que, además, resulta difícil de coleccionar por la inaccesibilidad de la cueva en la que habita (Cueva del Gato, Benaolán, Málaga).

En la Península se han descrito otros dos géneros de hidróbidos valvatoides (Boeters, 1988). El primero pertenece a la tribu Horatiini (*sensu* Bernasconi, 1992), se

denomina *Neohoratia* y posee una serie de rasgos que le diferencian claramente de *Boetersiella*: las conchas son de tipo planispiral, poseen ctenidio, no presentan bursa copulatrix pero sí dos receptáculos seminales, los penes son mayores y presentan un lóbulo grande en posición subterminal o media. El género ibérico más recientemente descrito, *Tarraconia*, se diferencia por la anchura del ombligo que, generalmente, transporta una cápsula ovígera, por una característica variz por detrás del labio externo, por la ausencia de conectivo subesofágico, por la presencia de ctenidio, por la forma del recto y por la total ausencia de receptáculos seminales, carácter asociado a la hipertrofia del oviducto renal.

En relación a los hidróbidos europeos, *Boetersiella* podría ser comparado con el género *Hauffenia*, con quien comparte algunos rasgos como la inexistencia de ciego gástrico y la posición 2 del receptáculo seminal. Sin embargo, existen diferencias importantes entre ambos géneros ya que *Hauffenia* presenta dos cúspides basales en el diente central, una bursa copulatrix muy pequeña, un opérculo con una protuberancia en su cara interna y un pene con un lóbulo situado en posición media. Otro género europeo con el que *Boetersiella* presenta algunas similitudes es *Kerkia*, con el que difiere en la posición del receptáculo seminal, y el desarrollado lóbulo peneal. De *Daphniola* se distingue por la presencia en éste de dos receptáculos seminales y un largo y apuntado lóbulo peneal en posición media; *Arganiella* difiere en la presencia de un receptáculo seminal en posición 1 y un recto con una marcada forma en V; *Ohridohoratia* tiene conchas más altas y estrechas, pene simple y dos receptáculos seminales; *Lyhniidia* tiene también conchas más altas y estrechas que las del género *Boetersiella*, un RS2 pero una bursa copulatrix pequeña y un pene sencillo y engrosado en el extremo distal; *Bracenica* presenta la concha muy aplastada, de tipo planispiral, un RS1 grande y alargado y un pene pequeño con una diminuta protuberancia en posición media.

Si comparamos la morfología de este género con otros descritos en Norteamérica, no encontramos tampoco ninguno que posea el conjunto de caracteres diagnósticos de *Boetersiella*.

La adscripción supragenérica de *Horatia* no es fácil de establecer. Radoman (1973), propone agrupar en la subfamilia Horatiinae a todas aquellas especies que poseen un receptáculo seminal distal. Sin embargo, una vez reconocidos dos receptáculos seminales en *H. klecakiana*, esta subfamilia pasó a considerarse como sinónimo de Belgrandiellinae y, por tanto, la nueva familia, Orientalinidae (nuevo nombre para Orientaliidae) (Radoman, 1978) incluyó a gran parte de los géneros anteriormente mencionados en dos subfamilias: Orientalininae para aquellas especies con bursa copulatrix y dos receptáculos seminales y Pseudohoratiinae para las que sólo tienen un receptáculo (Radoman, 1983). Posteriormente y tras aplicar el principio de prioridad, esta familia dejó de utilizarse (Giusti y Pezzoli, 1984) y fue sustituida por Horatiidae (= Orientalinidae *sensu* Radoman, 1978). El carácter principal que dife-

rencia a esta familia con Hydrobiidae consiste en la ausencia de un ciego gástrico. Sin embargo, la validez de este carácter para las clasificaciones supragenéricas ha sido frecuentemente cuestionado (Davis *et al.*, 1982; Giusti y Pezzoli 1984; Davis y Pons da Silva, 1984). La ausencia de ciego gástrico ha sido también el único criterio empleado por Boeters (1988) en su revisión de los hidróbidos españoles, para diferenciar a los Horatiinae de los Hydrobiinae.

Boetersiella sturmi (Rosenhauer, 1856)

SINONIMIAS

Paludina sturmi Rosenhauer, 1856. *Die Thiere Andalusiens*: 424 (sólo concha)

Hauffenia (*Neohoratia*) *sturmi* (Rosenhauer): Boeters, 1981. *Arch. Molluskenkd.*, 11(1/3): 61 (sólo concha del lectotipo)

Horatia (?) *sturmi* (Rosenhauer): Boeters, 1988. *Arch. Molluskenkd.*, 118: 215, fig. 134 (sólo concha)

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo: holotipo en el NHMW (Boeters, 1981: 56) (Figs. 19A-C, 20A) (Tabla 16).

Otras localidades: hallada en las provincias de Jaén y Granada (Fig. 18).

Manantial Faldés, Sierra Harana, Granada (UTM: 30SWG592308) (23/4/1992) (D.M.) MNCN. 15.05/33144 (material conservado en alcohol 75% y preparaciones metalizadas para el MEB); (12/10/1992) (E.R., D.M.) MNCN. 15.05/33145 (material conservado en alcohol 75%); (E.R.) MNCN. 15.05/33146 (material conservado en alcohol 75%). Fuente La Mata, Mata Bejíd, Jaén, UTM: 30SVG553721 (28/9/1989) (E.R.) MNCN. 15.05/33147 (material conservado en alcohol 75% y preparaciones metalizadas para el MEB); (24/3/1998) (B.A.) MNCN. 15.05/33148 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C).

Localidades no examinadas y citadas por Boeters (1988):

- Conchar, Granada (UTM: VF49) (Boeters, 1988: 220).
- Casas de Aguas Blancas, entre Tocón y Quentar, Granada (UTM: VG16) (Boeters, 1988: 220).

LOCALIDAD TIPO. Sierra Harana, Granada (UTM: 30SWG584312) (Rosenhauer, 1856: 423). Este autor no define una localidad o fuente concretas en esta Sierra.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 16). La concha es de tipo deprimida-troquiforme o valvatiforme (Figs. 19A, C-E e I) y presenta entre 3,2-3,5 vueltas de espira (Figs. 20A-B). La tabla 16 muestra las medidas de la concha del único ejemplar tipo disponible. La teleoconcha tiene una última vuelta muy desarrollada, que ocupa, aproximadamente, 7/8 de la longitud total de la concha. La sutura que separa las vueltas de espira está levemente marcada. La protoconcha tiene 1,2 vueltas de espira, una anchura total de unas 37 μm , un núcleo ancho que mide alrededor de 207 μm (Figs. 20C-D) y una microescultura poco marcada. La abertura es frontal, oval y tiene un borde columelar o labio interno grueso, que se repliega sobre el ombligo, dejando apenas una abertura alargada, con una anchura aproximada de 139 μm (Fig. 19J). El labio externo es fino. El peristoma o borde externo de la abertura es ligeramente sinuoso adapical (Figs. 19G-H). El periostraco es de color amarillento.

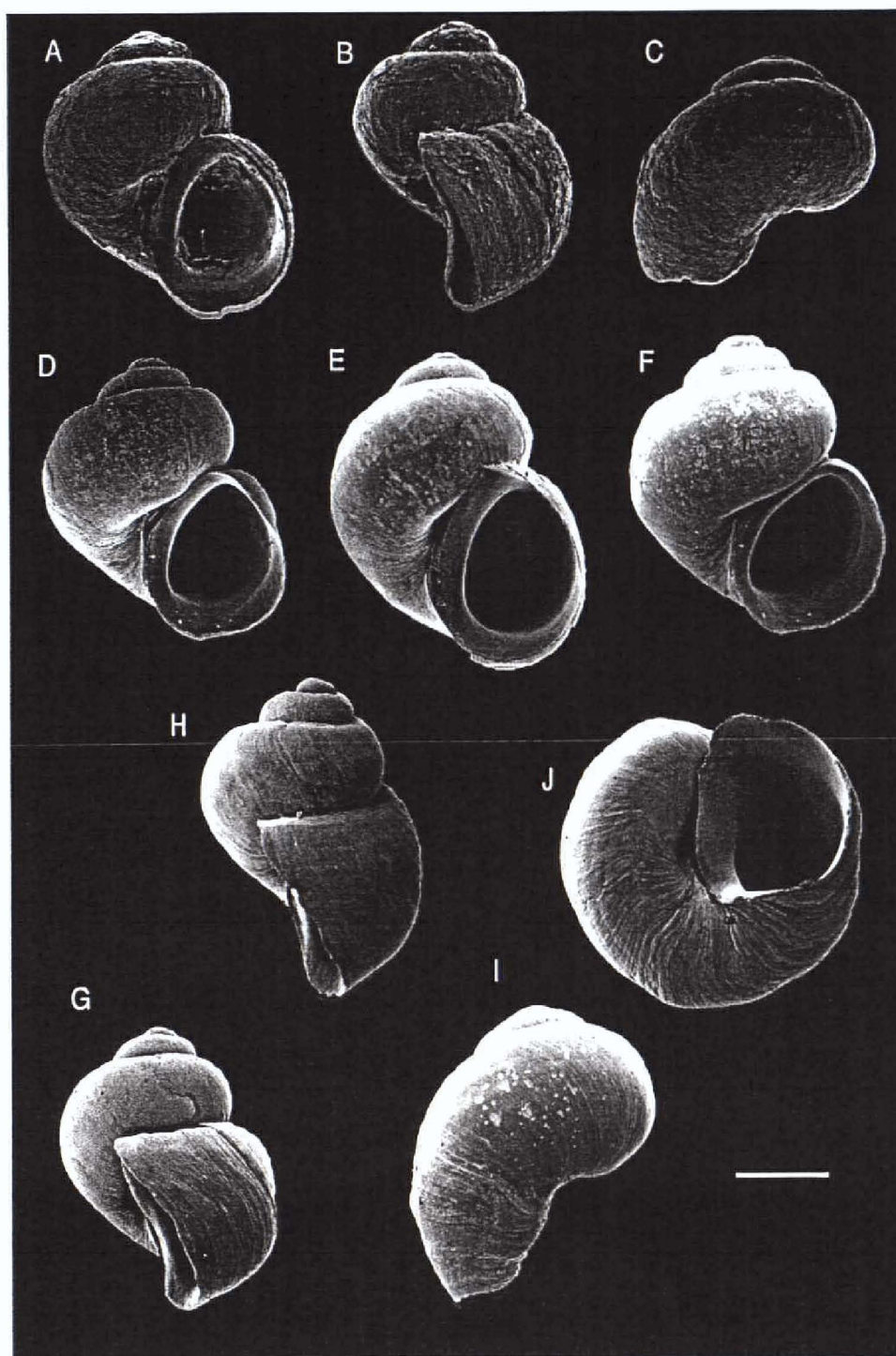


Fig. 19. Conchas de *Boetersiella sturmi*. A, B y C. Holotipo (NHMW). D-I. Conchas de la localidad del manantial Faldés, S^a Harana (Granada). A, D, E y F. Conchas de frente. B, H y G. Conchas de perfil. C e I. Visión posterior de la concha. J. Ombligo. Escala: 500 μ m.

Opérculo (Tabla 17). El opérculo es oval, paucispiral y tiene el núcleo en posición subcentral (Fig. 20E). La impresión muscular del pie que se observa en la cara interna del opérculo es grande y alargada-ovalada (Fig. 20F). Tiene un color intenso anaranjado.

Tabla 16. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Lectotipo NMW (Boeters, 1981:56); 2- Manantial Faldés, Sierra Harana, Granada; 3- Mata Bejid, Jaén.

	1	2	3
	Media (n= 1)	Media \pm S.D;C.V (Máx-Mín) (n= 20)	Media \pm S.D;C.V (Máx-Mín) (n= 14)
SL	1,44	1,41 \pm 0,12; 0,09 (1,58-1,09)	1,35 \pm 0,11; 0,08 (1,51-1,12)
SW	1,41	1,30 \pm 0,09; 0,07 (1,45-1,11)	1,24 \pm 0,09; 0,07 (1,40-1,03)
SL/SW	1,02	1,08 \pm 0,05; 0,05 (1,19-0,96)	1,09 \pm 0,04; 0,04 (1,17-1,02)
AH	0,91	0,85 \pm 0,07; 0,08 (0,97-0,73)	0,79 \pm 0,07; 0,09 (0,89-0,67)
LBW	1,27	1,24 \pm 0,12; 0,10 (1,42-1,00)	1,21 \pm 0,10; 0,08 (1,44-1,00)
WBW	1,05	1,06 \pm 0,08; 0,08 (1,23-0,89)	1,05 \pm 0,08; 0,07 (1,22-0,87)
AmL	0,89	0,84 \pm 0,07; 0,09 (1,00-0,70)	0,80 \pm 0,06; 0,08 (0,90-0,67)
AmW	0,75	0,66 \pm 0,06; 0,09 (0,73-0,51)	0,62 \pm 0,04; 0,06 (0,67-0,51)
NSW	3,25	3,47 \pm 0,07; 0,02 (3,50-3,30)	3,39 \pm 0,13; 0,04 (3,50-3,25)

Tabla 17. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 11)	0,72	0,05	0,07	0,79	0,62
OW (n= 11)	0,53	0,04	0,08	0,60	0,44
OLWL (n= 7)	0,34	0,03	0,09	0,38	0,30
OLWW (n= 7)	0,23	0,03	0,14	0,27	0,18
NL (n= 7)	0,23	0,02	0,10	0,27	0,21
NW (n= 7)	0,28	0,02	0,07	0,31	0,26
OL/OW (n= 11)	1,35	0,05	0,04	1,45	1,29

Cabeza-pie. La cabeza es uniformemente oscura (Fig. 22A), salvo en los juveniles, cuyo color es más claro. Los tentáculos cefálicos poseen una línea negra a lo largo, excepto en la punta, que está totalmente despigmentada. El surco propodial separa claramente la pigmentación negra del dorso de la suela del pie.

Sistema nervioso (Fig. 17A). Todos lo ganglios tienen puntos blancos en su epitelio. Los ganglios cerebrales se unen por medio de un conectivo largo a los ganglios bucales en la región anterior de la cabeza. Asimismo, los ganglios pedales están liga-

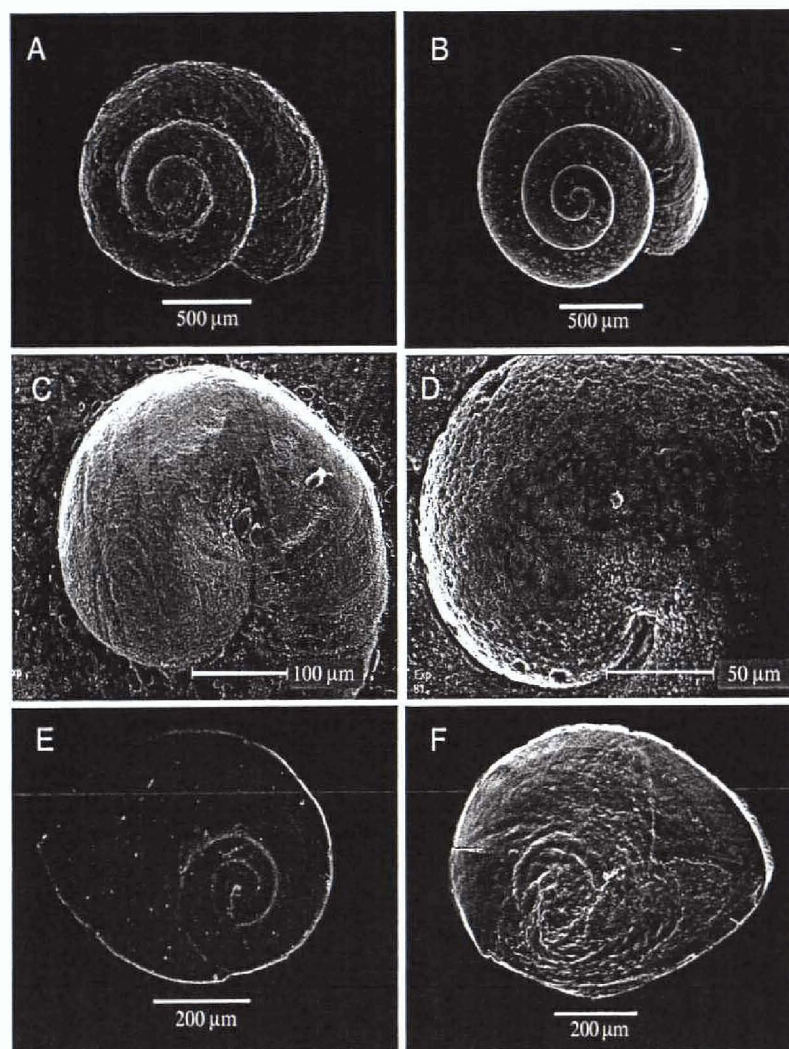


Fig. 20. Conchas y opérculos de *Boetersiella sturmi*. Todas las muestras proceden de la localidad del manantial Faldés, S^o Harana (Granada) salvo A, que es el holotipo. A y B. Vista apical de la concha. C y D. Protoconcha y microescultura. E y F. Cara externa e interna del opérculo.

dos a los ganglios cerebrales y pleurales por largos conectivos. Las medidas del sistema nervioso son las siguientes: longitud ganglio cerebral: 0,14 mm; longitud ganglio pleural derecho: 0,10 mm; longitud ganglio pleural izquierdo: 0,07 mm; longitud ganglio subesofágico: 0 mm; longitud ganglio supraesofágico: 0,08 mm; longitud conectivo supraesofágico: 0,09 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,51.

Pigmentación externa del manto. El epitelio del manto está uniforme e intensamente pigmentado de negro.

Cavidad paleal (Tabla 18). No existe ctenidio (Fig. 17C). El osfradio se sitúa próximo a la base de la cabeza, muy cerca del borde interno de la cavidad del manto, y ocupa algo menos de la mitad de esta cavidad. El osfradio es menos de dos veces más largo que ancho.

Tabla 18. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Os L (n= 6)	0,23	0,02	0,11	0,28	0,20
Os W (n= 6)	0,14	0,01	0,12	0,15	0,12

Sistema digestivo (Tabla 19). La cámara posterior del estómago es ligeramente inferior a la anterior. El saco del estilo sobresale ligeramente del lazo que forma el intestino y es la mitad de largo que el estómago (Fig. 17E). En la cavidad paleal, el recto forma una suave curva en forma de U (Fig. 17B) y se apoya sobre la próstata o sobre el oviducto paleal. El ano desemboca próximo al borde del manto.

Tabla 19. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Ss L (n= 2)	0,20	0,00	0,00	0,20	0,20
Ss W (n= 2)	0,26	0,03	0,12	0,28	0,23
St L (n= 2)	0,48	0,21	0,44	0,62	0,32
St W (n= 2)	0,33	0,09	0,27	0,39	0,26

La rádula, típica taenioglosa (Tabla 20; Figs. 8G y 21A-B), es larga (0,4%), mide aproximadamente 607 μm y presenta más de 52 filas de dientes. El diente central trapezoidal posee una única cúspide basal que apunta ligeramente hacia los márgenes laterales de este diente (Fig. 21C). La distancia entre ambas cúspides es de 11 μm , aproximadamente. La lengua basal del diente central es cuadrada y tan larga como los márgenes laterales. El dentículo central de este diente es redondeado y a ambos lados del mismo hay un número variable de diminutos dentículos igualmente redondeados. La cara del diente lateral es rectangular (Fig. 21D) y presenta un dentículo grande y central flanqueado a ambos

Tabla 20. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	?-7+C+4-?/1-1
W diente central (n= 6)	~ 9,6 μm
Fórmula diente lateral izdo. (n= 10)	4-C-4
Fórmula diente marginal interno (n= 8)	24-29 cúspides
Fórmula diente marginal externo (n= 4)	11 cúspides
L. de la rádula (n= 1)	607 μm
W. de la rádula (n= 1)	84,6 μm
Nº de filas (n= 1)	> 52

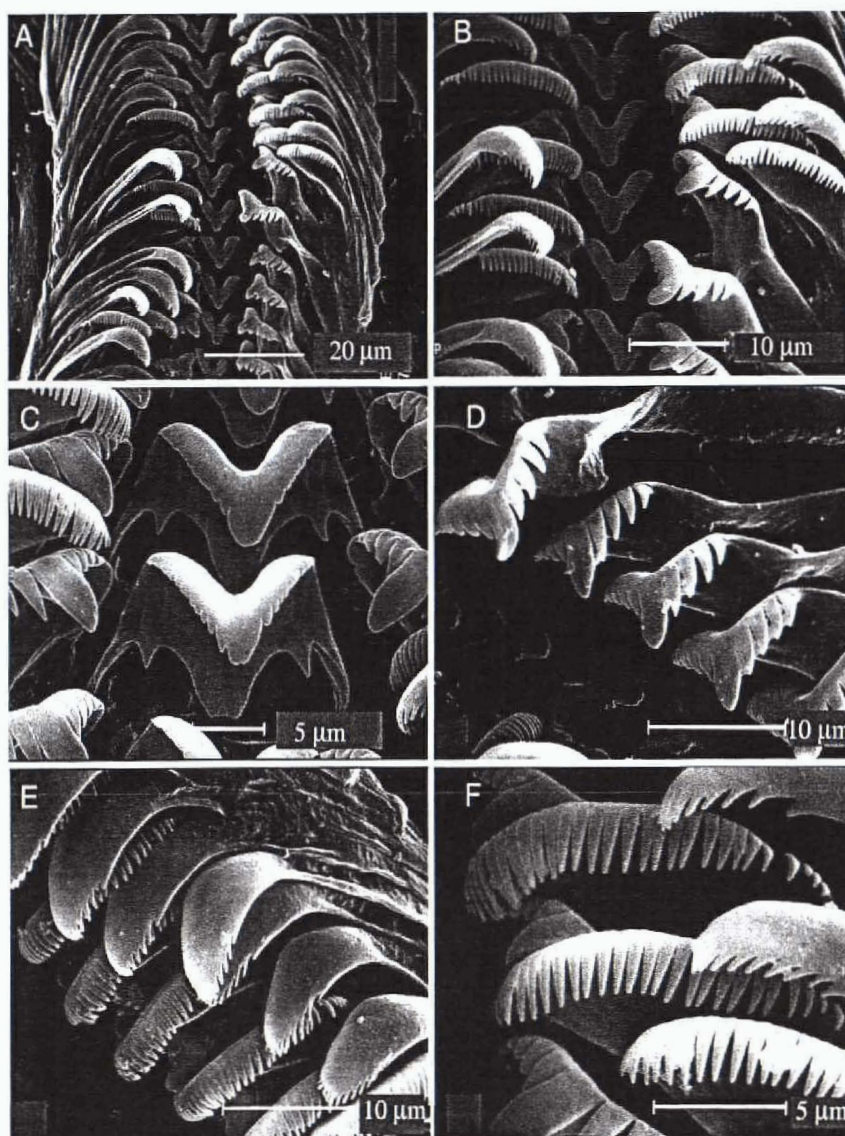


Fig. 21. Rádula de *Boetersiella sturmi*. Todas las rádulas proceden de ejemplares del manantial Faldés, Sierra Harana (Granada). A y B. Filas transversales de dientes. C. Diente central. D. Dientes central y lateral. E y F. Dientes marginales internos y externos.

lados por cuatro dentículos de menor tamaño. Los dientes marginales son típicos de este grupo y tienen entre 24-29 dentículos de tamaño similar entre sí (Figs. 21E-F).

Sistema genital masculino (Tabla 21). Algo más de la mitad de la próstata está incluida dentro de la cavidad paleal. Ésta es, prácticamente, dos veces más larga que ancha (Fig. 17D). Esta especie posee un pene sencillo, sin lóbulo o estructura glandular asociada (Fig. 22B). El pene no es muy largo y ocupa algo más de 3/4 de la longitud total de la cabeza (Fig. 22A). La base del mismo es muy ancha y, en ella, el conducto peneal se ondula ligeramente. Sin embargo, éste discurre recto en el resto del pene (Fig. 22B) y siempre pegado al borde externo. No hemos observado ninguna pigmentación en el pene.

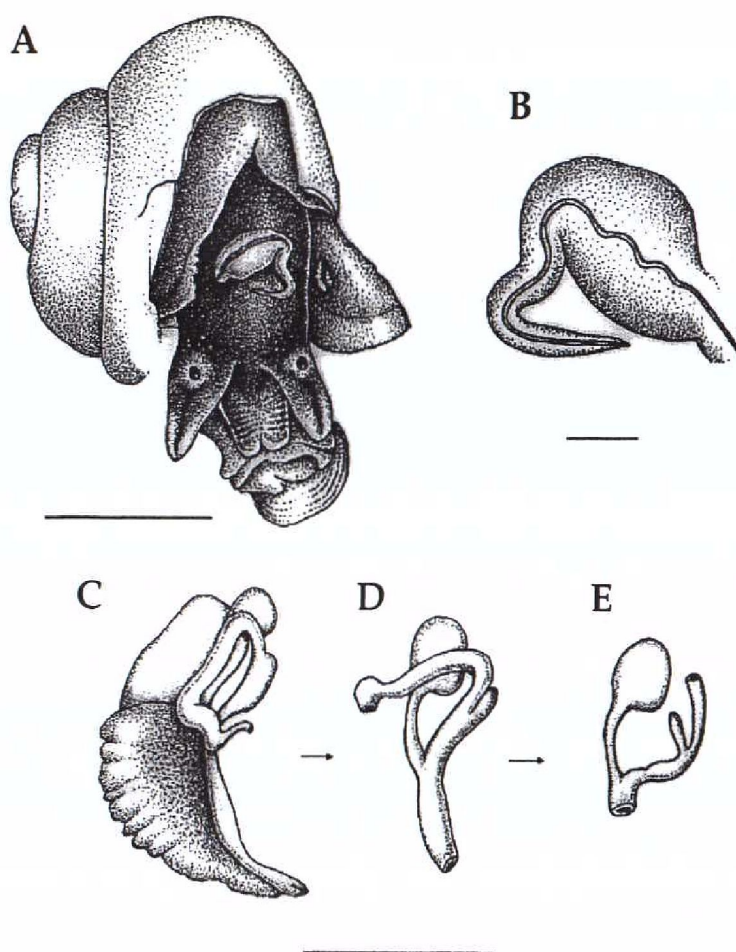


Fig. 22. Anatomía genital anterior masculina y femenina de *Boetersiella sturmi*. A y B. Cabeza de macho y pene. C y D. Sistema genital anterior femenino completo (C) y detalle de la bursa y receptáculo seminal tras eliminar el oviducto paleal (D). Escala figuras A, C-E: 500 μ m; figura B: 100 μ m.

Tabla 21. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Pr L (n= 4)	0,39	0,05	0,14	0,45	0,34
Pr W (n= 4)	0,21	0,02	0,12	0,25	0,18
P L (n= 6)	0,57	0,10	0,19	0,65	0,42
P W (n= 6)	0,04	0,01	0,19	0,05	0,03
Longitud cabeza (n= 6)	0,63	0,08	0,13	0,73	0,51
P L/L cabeza (n= 6)	0,81	0,12	0,14	1,02	0,66

Sistema genital femenino (Tabla 22). El oviducto renal forma un lazo de 360° abierto (Fig. 22C). Dicha forma es constante en todas las hembras estudiadas y no se observa variabilidad intra ni interpoblacional. La genitalia anterior de esta especie está formada por una bursa copulatrix y un único receptáculo seminal situado en posición 2 (Figs. 22D-E). Dicho receptáculo tiene una forma elongada y no peduncu-

lada. La bursa copulatrix tiene forma redondeada y mide casi 1/3 respecto a la longitud total del oviducto paleal. El conducto de la bursa es mediano, se inserta en su mitad y se ensancha ligeramente justo en la región en donde contacta con ella. La bursa sobresale ligeramente del oviducto paleal (Fig. 22C). El oviducto paleal ocupa, aproximadamente, 1/3 de la longitud total del cuerpo y no presenta el típico estrechamiento descrito para el género *Neohoratia* (Boeters, 1988). La cápsula glandular ocupa casi 3/4 de la longitud del oviducto paleal, está incluida casi por completo en el interior de la cavidad paleal y está recubierta por un fino epitelio con manchas negras. En ocasiones, la glándula del albumen está muy poco desarrollada y se sitúa fuera de la cavidad paleal.

Tabla 22. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Op L (n= 11)	0,75	0,11	0,14	0,90	0,57
Op W (n= 11)	0,31	0,05	0,16	0,37	0,21
G.a. L (n= 6)	0,29	0,12	0,43	0,48	0,14
C.g. L (n= 6)	0,66	0,07	0,11	0,75	0,56
RS2 L (n= 10)	0,09	0,02	0,28	0,12	0,04
RS2 W (n= 10)	0,03	0,00	0,21	0,04	0,03
BC L (n= 9)	0,18	0,05	0,31	0,22	0,04
BC W(n= 9)	0,14	0,03	0,25	0,22	0,11
dBC L (n= 9)	0,14	0,05	0,35	0,20	0,06
dBC W (n= 9)	0,02	0,00	0,30	0,03	0,01

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie se distribuye puntualmente en las provincias de Granada y Jaén. En la localidad típica solo se ha encontrado en un manantial. Las otras tres localidades están fuera del área definida como localidad tipo: Sierra Harana. En el manantial Faldés (Sierra Harana) esta especie se encuentra adherida a la vegetación acuática y en la Fuente de La Mata (Mata Bejid) en las piedras. Las conchas son de color muy oscuro y se distinguen fácilmente.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium casertanum*, *Ancylus fluviatilis*, *Lymnaea truncatula*, *Pseudamnicola (Corrosella) luisi* e *Islamia schuelei*.

OBSERVACIONES. La descripción más completa disponible de *Hauffenia (Neohoratia) sturmi* dice así (Boeters, 1981): "concha de forma cónica con unas 3,25 vueltas (número según Erhmann 1933: 21, ilustr.12). La abertura ni asciende ni desciende en la última espira. El borde de la boca es algo circular, sin embargo está algo recortado en la última vuelta. En la zona del espiráculo el borde de la boca está fuertemente levantado, de manera que el espiráculo está un poco abierto o cerrado donde la zona

del borde de la boca dentro del espiráculo forma un ángulo. Altura de la concha, alrededor de 1,4 mm. La anchura de la concha es de alrededor de 1,3 mm. Opérculo naranja. Pene en forma de puño. El tracto genital femenino es como el de *Hauffenia* (*Neohoratia*) *subpiscinalis* pero en *Hauffenia* (*Neohoratia*) *sturmi* falta la bursa y el receptáculo" (traducción del original en alemán).

Según este autor, esta especie se parecería conquiológicamente a *Neohoratia globulus lagari*, *N. (?) fezi*, *N. (?) gasulli* y *Horatia gatoi* pero se diferenciaría de ellas por "el ángulo que forma la zona plegada del reborde de la boca por debajo del espiráculo". Otras diferencias con otras especies como *N. coronadoi*, *N. schuelei* y *N. globulus lagari* se basan en la presencia de una bursa copulatriz y de un único receptáculo seminal (en ese momento, se desconocía la anatomía de otras especies como *N. globulus*, *N. fezi* y *N. coronadoi*). Las ilustraciones del pene y la genitalia anterior femenina adscritos a *B. sturmi* corresponden realmente a la especie que hemos denominado *Chondrobasis levantina* de la Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo).

El mismo año que Boeters publica su trabajo, Hinz *et al.* (1988) también identifican la presencia de *Neohoratia schuelei* y *Horatia (?) sturmi* en fuentes de la provincia de Granada.

Solo se dispuso del único ejemplar que se conoce de la serie típica lo que ha impedido metalizarlo para su comparación y estudio en el microscopio electrónico de barrido.

Boetersiella davisi Arconada y Ramos, 2000

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo: holotipo, MNCN. 15.05/33139 (preparaciones metalizadas para el MEB) (Fig. 23A). Paratipos: (material conservado en alcohol 75% y congelado a -72° C). Paratipos en el MNCN (ver listado) y en el MZUF: 17999 (2 paratipos), MNHN (2 paratipos), SMF: 312502 (2 paratipos), NNM: 59382 (2 paratipos).

Otras localidades: Esta especie sólo se ha localizado en la provincia de Granada (Fig. 18).

Fuente Pilar del Mono, Dúrcal, Granada, UTM: 30SVF493951 (24/9/1989) (E.R.) MNCN. 15.05/33141 (material conservado en alcohol 75%); (25/9/1989) (E.R., D.M., C.A.) MNCN. 15.05/33140 (solo conchas, material conservado en alcohol 75% y reparaciones metalizadas para el MEB); (15/10/1990) (D.M.) MNCN. 15.05/33138 (material conservado en alcohol 75% y preparaciones metalizadas para el MEB); (8/2/1992) (D.M., N.M.) MNCN. 15.05/33139 (solo conchas, material conservado en alcohol 75% y preparaciones metalizadas para el MEB); (27/3/1998) (B.A.) MNCN. 15.05/33142 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72° C y preparaciones metalizadas para el MEB). Fuente del Mal Nombre, Padul, Granada, UTM: 30SVF445963 (27/3/1998) (B.A.), MNCN. 15.05/33143 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72° C y preparaciones metalizadas para el MEB).

LOCALIDAD TIPO. Dúrcal, Granada, Fuente Pilar del Mono (UTM: 30SVF493951).

ETIMOLOGÍA. Esta especie está dedicada al Dr. George M. Davis por su dedicación al conocimiento de la sistemática de hidróbidos.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 23). La concha es de tipo troquiforme-deprimida o valvatiforme, robusta, prácticamente tan alta como ancha (Figs. 23A-C, F) y tiene entre 3-3,5 vuel-

Tabla 23. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de la Fuente Pilar del Mono, Dúrcal, Granada (localidad tipo).

n= 20	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
SL	1,10	0,10	0,09	1,25	0,94
SW	1,04	0,07	0,07	1,17	0,94
SL/SW	1,05	0,05	0,05	1,19	0,97
AH	0,66	0,06	0,09	0,78	0,51
LBW	1,00	0,10	0,10	1,14	0,83
WBW	0,86	0,06	0,07	0,98	0,75
AmL	0,71	0,07	0,10	0,86	0,62
AmW	0,53	0,04	0,09	0,64	0,47
NSW	3,32	0,146	0,04	3,50	3,00

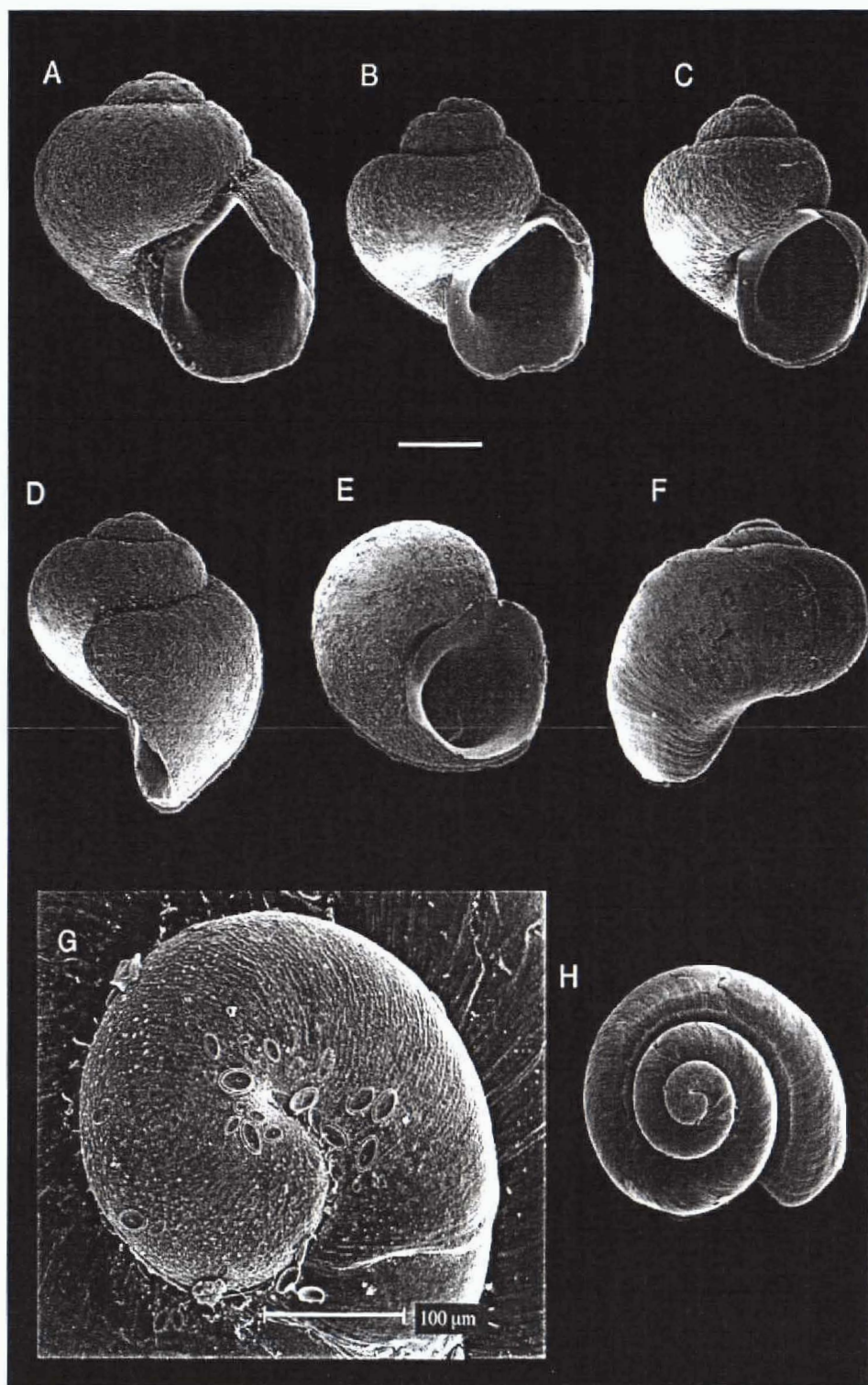


Fig. 23. Conchas de *Boetersiella davisi*. Las fotografías A-E no han sido limpiadas de forma que se aprecie la capa orgánica de diatomeas sobre el periostraco. A, D, F, G, H. Conchas de Fuente Pilar del Mono, Durcal. B, C, E. Conchas de Fuente del Mal Nombre, Padul. A. Holotipo. A, B y C. Conchas de frente. D. Concha de perfil. E. Ombligo. F. Visión posterior. G. Microescultura de la protoconcha. Nótese las diatomeas alrededor del núcleo de la protoconcha. H. Vista apical. Escala: 500 μ m.

tas de espira (Fig. 23H). Aunque su forma general es muy similar entre todos los ejemplares de las dos poblaciones de esta especie, se observa una gran variación

intrapoblacional en cuanto a la forma de la abertura. Unas son más redondeadas (Fig. 23C) y otras, en cambio, son marcadamente ovaladas, con una gran angulación en la parte superior de la abertura (Fig. 23A). La última vuelta mide más de 3/4 de la longitud total de la concha. El labio interno de la misma está muy desarrollado y se abre notoriamente sobre el ombligo, quedando éste prácticamente oculto (Fig. 23E). El ombligo, por tanto, no es más que una "ranura" estrecha, de forma que no es posible medir su diámetro. El labio externo es fino y se inclina hacia el centro de la abertura, configurando en ésta una peculiar forma oval. De perfil, la abertura es de tipo sinuoso adapical (Fig. 23D). La protoconcha tiene 1,25 vueltas de espira y presenta la microescultura más marcada que la de *B. sturmi* (Fig. 23G). La anchura total de la protoconcha es, aproximadamente, de 292 μm y la del núcleo, de 133 μm .

El periostraco presenta depósitos de color negro o verde intenso lo que facilita la distinción de estos especímenes en su medio natural. En las conchas que fueron fotografiadas al MEB sin limpiar en lejía, se observó una capa de diatomeas. El periostraco es amarillento.

Opérculo (Tabla 24). El opérculo es oval y tiene un núcleo en posición subcentral (Fig. 24A). La impresión de la musculatura en la cara interna del mismo es alargada y puede variar en cuanto al tamaño (Fig. 24B). Aunque generalmente es de color anaranjado, se observan especímenes con el opérculo de color amarillento.

Tabla 24. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de la Fuente Pilar del Mono, Dúrcal, Granada (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 5)	0,58	0,02	0,04	0,61	0,54
OW (n= 5)	0,43	0,02	0,05	0,46	0,40
OLWL (n= 3)	0,27	0,03	0,13	0,31	0,25
OLWW (n= 3)	0,18	0,01	0,09	0,20	0,17
NL (n= 3)	0,19	0,02	0,10	0,21	0,17
NW (n= 3)	0,25	0,01	0,05	0,26	0,24
OL/OW (n= 5)	1,35	0,07	0,05	1,44	1,28

Cabeza-pie. Toda la cabeza está homogéneamente pigmentada de un color negro intenso (Fig. 26A). Se dibuja una línea recta despigmentada en la mitad apical de los tentáculos y también en la punta del morro, en donde, ocasionalmente, se puede observar por transparencia una parte de la región anterior del saco radular.

Sistema nervioso. Los ganglios cerebrales izquierdo y derecho son aproximadamente de la misma talla (Fig. 17A), pero el ganglio derecho es menos ancho y posee, excepcionalmente, un estrechamiento en su zona media. En algunos ejemplares

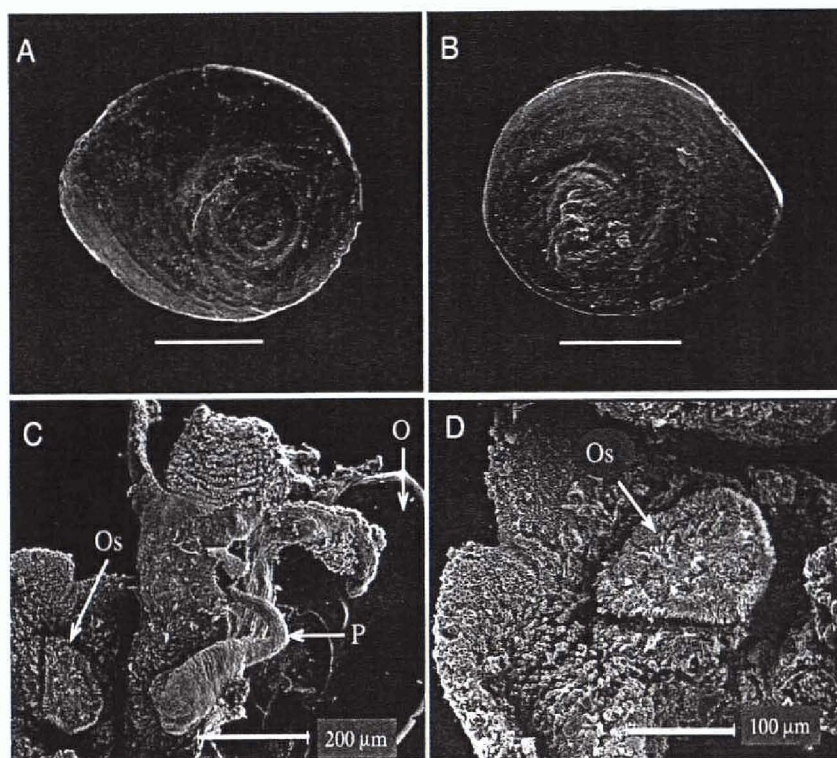


Fig. 24. Opérculo y pene de *Boetersiella davisi*. A y B proceden de ejemplares de la Fuente Pilar del Mono, Durcal (Granada). C y D Ejemplar procedente de la Fuente del Mal Nombre, Padul (Granada). A. Cara externa del opérculo. B. Cara interna del opérculo. C. Cabeza con pene y osfradio. D. Detalle del osfradio. Escalas figuras A y B: 200 µm. Abreviaturas en el capítulo IV.

observados resulta difícil distinguir el ganglio pleural izquierdo debido a que presenta una forma muy alargada que lo confunde con el conectivo. Las medidas de estas estructuras son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,14 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,07 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,06 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,05 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,08 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,09 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,01 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es: 0,37.

Pigmentación externa del manto. El epitelio externo del manto es muy oscuro a lo largo de todo el cuerpo, de forma que no se aprecia por transparencia ningún órgano interno. La curva que forma el recto se distingue porque deja una impresión en relieve que se dibuja en la superficie del manto.

Cavidad paleal (Tabla 25). No existe ningún vestigio de ctenidio (Figs. 17C, 24D) y el osfradio es dos veces más largo que ancho.

Sistema digestivo (Tabla 26). Como es habitual en las especies que conforman este grupo, el saco del estilo sobresale ostensiblemente sobre el lazo del intestino (Fig. 17E). El estómago es más largo que ancho. La cámara anterior y posterior del mismo

Tabla 25. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de la Fuente Pilar del Mono, Dúrcal, Granada (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Os L (n= 3)	0,17	0,03	0,18	0,20	0,14
Os W (n= 3)	0,08	0,01	0,20	0,09	0,06

tienen un tamaño similar. La relación entre la longitud del saco del estilo y la del estómago es ligeramente superior a 3/4. El recto forma una suave curva en la cavidad paleal (Fig. 17B).

Tabla 26. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de la Fuente Pilar del Mono, Dúrcal, Granada (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Ss L (n= 3)	0,28	0,05	0,19	0,34	0,23
Ss W (n= 3)	0,23	0,07	0,29	0,31	0,19
St L (n= 2)	0,36	0,05	0,15	0,40	0,33
St W (n= 2)	0,31	0,04	0,14	0,34	0,28

La rádula es típicamente taenioglosa (Tabla 27, Figs. 25 A-B), es larga (0,4%) y posee una sola cúspide basal en cada lado del diente central (Fig. 25C). Ambas cúspides son verticales o apuntan ligeramente hacia los bordes laterales de este diente. La distancia que las separa es de 10 μ m aproximadamente. La lengua basal tiene una marcada forma de V. En este diente hay cinco pequeños dentículos a ambos lados del central. Tanto el dentículo central como los que se encuentran a su lado son pequeños en relación a los que observamos en otras especies de este grupo y tienen el ápice redondeado. El diente lateral posee cuatro o cinco dentículos a cada lado del central (Fig. 25D). Los dentículos del diente marginal interno son más largos que los del externo (Fig. 25E). Hay, aproximadamente, 30 dentículos en el diente marginal externo (Fig. 25F).

Tabla 27. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	7-5+C+7-5/1-1
W diente central (n= 10)	~ 8,4 μ m
Fórmula diente lateral izdo. (n= 10)	5-C-4,5
Fórmula diente marginal interno (n= 8)	\geq 27 cúspides
Fórmula diente marginal externo (n= 4)	\geq 10 cúspides
L. de la rádula (n= 1)	>416 μ m
W. de la rádula (n= 1)	62 mm
Nº de filas (n= 1)	~ 68

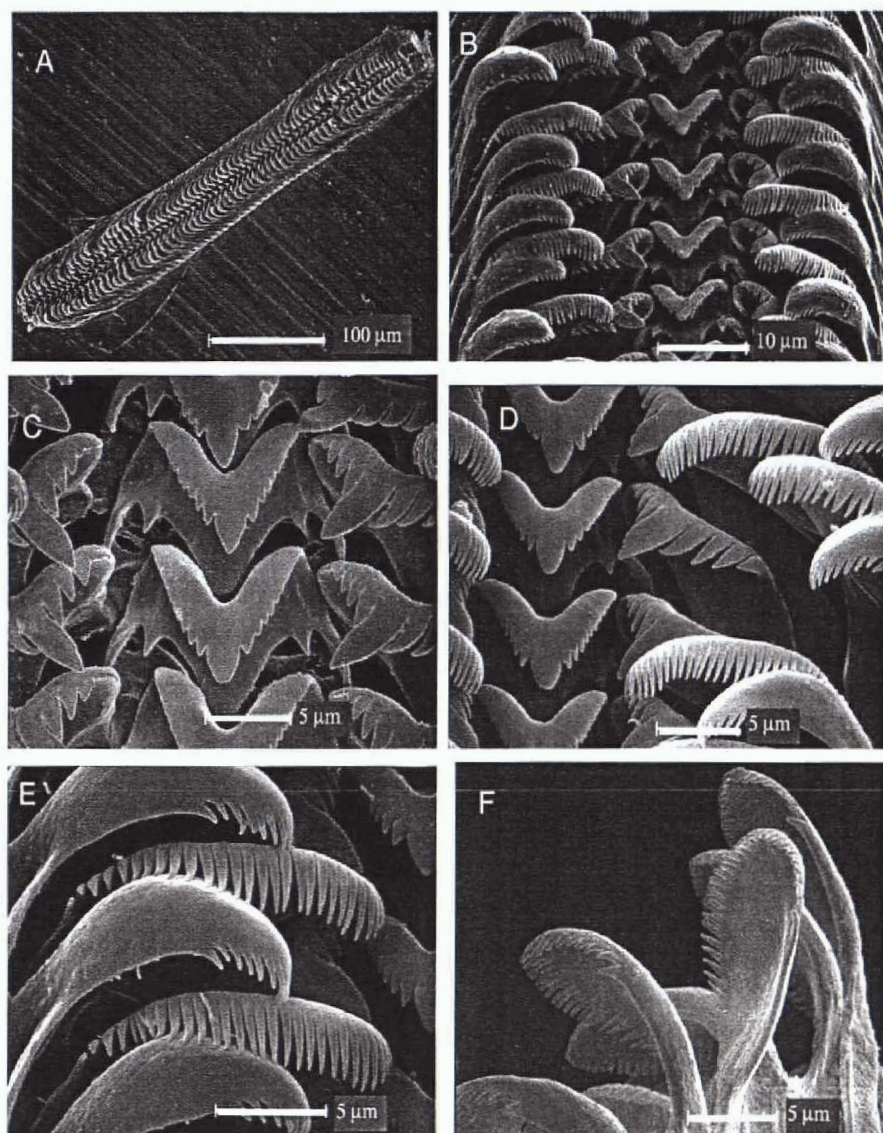


Fig. 25. Rádula de *Boetersiella davisi*. Todas las rádulas proceden de ejemplares de la localidad tipo. A. Rádula completa. B. Filas transversales de dientes. C. Diente central. D. Dientes centrales y laterales. E. Dientes marginales internos y externos. F. Diente marginal externo.

Sistema genital masculino (Tabla 28). Como es habitual en este grupo de especies, la vesícula seminal solapa al estómago. El pene es ligeramente ancho en la base y es tan largo como la longitud de la cabeza (Fig. 26A) aunque a veces está un poco contraído (Fig. 24C). Es un pene simple con un estrecho flagelo (Fig. 26B) que, en escasas ocasiones, presenta una doble banda de puntos negros a lo largo de su zona media. La punta del pene es redondeada y el conducto peneal es recto pero se ondu-la ligeramente en la base del pene. Este conducto discurre junto al borde externo del pene. En los ejemplares adultos observados vemos que el tamaño de la próstata (Fig. 17D) varía ostensiblemente entre unos y otros. Una tercera parte de este órgano se encuentra situada en el interior de la cavidad y, además, presenta en la mitad anterior un fino epitelio salpicado de puntos negros.

Tabla 28. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de la Fuente Pilar del Mono, Dúrcal, Granada (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Pr L (n= 4)	0,50	0,14	0,29	0,65	0,37
Pr W (n= 4)	0,21	0,04	0,21	0,25	0,15
P L (n= 6)	0,64	0,19	0,30	0,98	0,46
P W (n= 6)	0,04	0,01	0,22	0,06	0,03
Longitud cabeza (n= 5)	0,65	0,11	0,17	0,75	0,51
P L/L cabeza (n= 5)	1,05	0,26	0,25	1,34	0,74

Sistema genital femenino (Tabla 29). El oviducto renal en posición natural forma un lazo de 360° (Fig. 26C). Esta especie presenta una bursa copulatrix y un solo receptáculo seminal situado en posición 2 (Fig. 26D). En posición natural, el RS2 se distingue claramente, pues queda apoyado por encima de la bursa copulatrix (Fig. 26C). El receptáculo es largo y ancho, y queda “de pie” sobre el oviducto. La bursa copulatrix es piriforme, grande y, como en el resto de las especies pertenecientes a este grupo, sobresale notoriamente del oviducto paleal. En relación a este último, ocupa aproximadamente la mitad de su longitud. El conducto de la bursa es corto, ancho y se inserta en posición anteroventral a la bursa. La bursa es algo más larga que la mitad de la longitud media del oviducto paleal. Generalmente, la cápsula glandular constituye más de la mitad de la longitud del oviducto paleal, siendo la glándula del albumen de un tamaño muy reducido. De todos modos, hay que destacar la variabilidad de tamaño encontrada entre las diferentes hembras estudiadas, todas ellas pertenecientes a la localidad tipo. El epitelio que recubre la cápsula glandular está ligeramente pigmentado de color negro.

Tabla 29. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de la Fuente Pilar del Mono, Dúrcal, Granada (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Op L (n= 5)	0,68	0,07	0,10	0,76	0,61
Op W (n= 5)	0,31	0,05	0,16	0,39	0,26
G.a. L (n= 3)	0,19	0,08	0,33	0,31	0,15
C.g. L (n= 3)	0,49	0,10	0,21	0,61	0,42
RS2 L (n= 4)	0,16	0,04	0,29	0,22	0,11
RS2 W (n= 4)	0,06	0,01	0,20	0,08	0,04
BC L (n= 5)	0,36	0,05	0,13	0,42	0,31
BC W (n= 6)	0,17	0,02	0,12	0,20	0,15
dBC L (n= 3)	0,07	0,01	0,13	0,08	0,06
dBC W (n= 3)	0,05	0,01	0,14	0,06	0,04

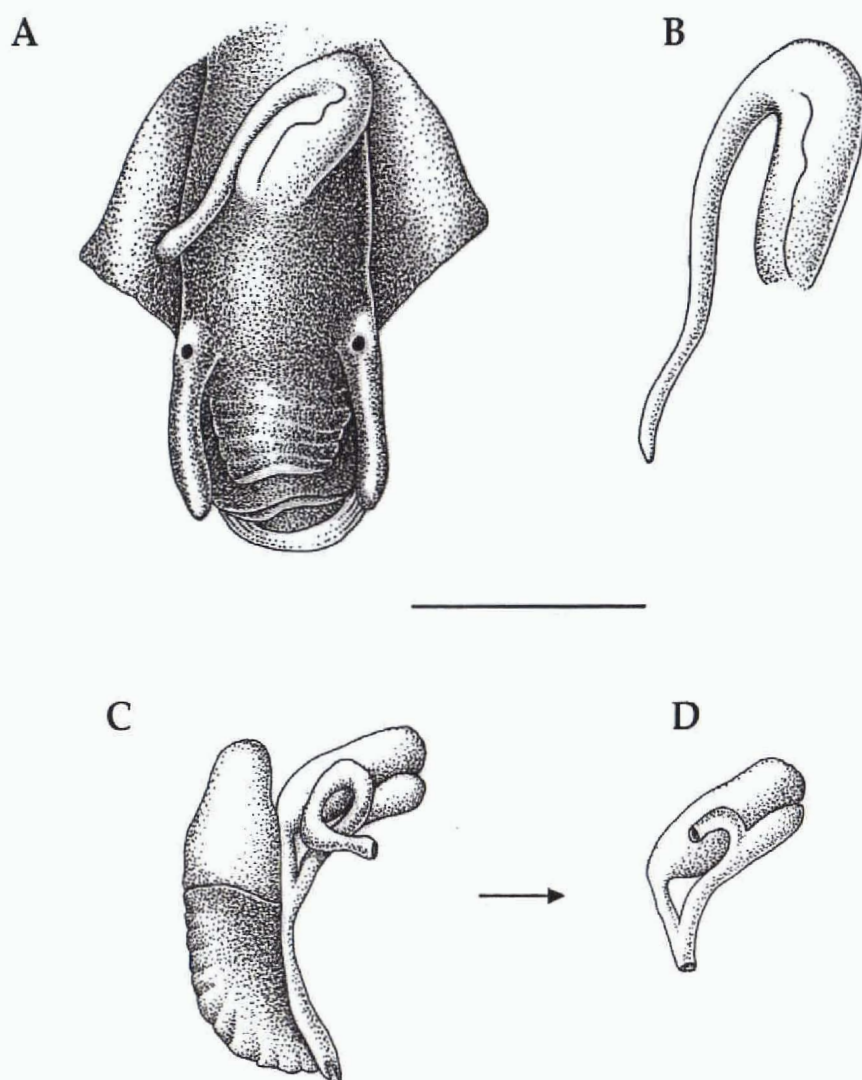


Fig. 26. Anatomía genital anterior masculina y femenina de *Boetersiella davisi*. A y B. Cabeza de macho y pene. C y D. Sistema genital anterior femenino completo (C) y detalle de la bursa y receptáculo seminal tras eliminar el oviducto paleal (D). Escala: 500 μ m.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie ha sido hallada en dos localidades próximas de la provincia de Granada. En la localidad tipo se encuentra tanto adherida a hojas, musgos y ramas, como a ladrillos y cemento; es muy abundante y se puede distinguir a simple vista dado que las conchas son muy negras y redondeadas.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium personatum*, *Melanopsis* sp., *Theodoxus* sp., *Ancylus* sp., *Lymnaea* sp., *Pseudamnicola* sp., *Potamopyrgus antipodarum* e *Islamia schuelei*.

OBSERVACIONES. Esta especie no había sido descrita hasta la fecha si bien su anatomía fue presentada en una comunicación oral del XI Congreso de la Sociedad Española de Malacología, Almería (Arconada *et al.*, 1996). Tanto en la localidad tipo como en Padul, esta especie convive con *Islamia schuelei*, sin que hayamos podido observar diferencias claras en cuanto a la selección del hábitat entre ambas.

DIFERENCIAS INTERESPECIFICAS EN EL GÉNERO *BOETERSIELLA*

Boetersiella davisii se distingue de *B. sturmi* en los siguientes caracteres: el tamaño general del ejemplar de *B. davisii* es menor (aunque la proporción entre la longitud y la anchura de la concha es similar entre ambas especies); *B. davisii* tiene la microescultura de la protoconcha sensiblemente más marcada, la rádula es más corta y estrecha; la lengua basal del diente central de la rádula tiene forma en V; el osfradio es significativamente más pequeño; la base del pene es más larga y la bursa copulatrix es mayor y posee un conducto más corto y más ancho que en *B. sturmi*.

CHONDROBASIS Arconada y Ramos, 2000

ESPECIE TIPO: *Chondrobasis levantina* Arconada y Ramos, 2000.

ETIMOLOGÍA. El nombre de *Chondrobasis* deriva del griego "chondros" y "basis", que se refiere a la protuberancia o verruga presente en la base del pene.

DIAGNOSIS. La concha es troquiforme o valvatiforme. La superficie de la protoconcha es rugosa y posee una marcada microescultura de tipo punteado. La microescultura de la teleoconcha es suave y tiene finas líneas de crecimiento. La abertura es frontal, oval y presenta el labio interno ligeramente engrosado que permite distinguir un ombligo muy estrecho. El labio externo de la abertura es muy fino. El peristoma es ligeramente oblicuo y sinuoso adapical. El opérculo es córneo, paucispiral, oval y posee un núcleo submarginal. El callo de la cara interna está bien desarrollado. En relación al sistema nervioso, este género se caracteriza por poseer un conectivo supraesofágico largo y uno subesofágico muy corto (Fig. 17A). Los ganglios pedales están ligados a los ganglios cerebrales y pleurales por largos conectivos. El esófago discurre en línea recta a lo largo del conectivo cerebroideo y ganglios anejos. La rádula es típicamente taenioglosa y posee un diente central con una cúspide basal a cada lado. El diente central tiene una lengua basal con forma cuadrada, tan larga como los márgenes laterales del mismo; el dentículo central de este diente es ancho y romo y a su lado se disponen un número variable de pequeños dentículos que van disminuyendo progresivamente de tamaño; la concavidad de la base del diente es mayor del 50% de su altura y su borde superior está ligeramente excavado. El diente lateral tiene un dentículo muy largo y su cara es rectangular. Las cúspides del diente marginal interno están uniformemente distribuidas y, frecuentemente, fusionadas por parejas o grupos (Figs. 29E-F). Carece de ctenidio (Fig. 17C). El osfradio es de grosor intermedio y se sitúa cerca del cuello y muy próximo al borde anterior de la cavidad paleal. El lóbulo ocular está escasamente desarrollado. La planta del pie no está pigmentada. La masa bucal es grande en relación al tamaño del morro. El lazo del recto en la cavidad paleal apenas está plegado (Fig. 17B) y se apoya sobre los órganos genitales de esta cavidad, es decir, sobre la próstata o sobre el oviducto paleal. El ano se sitúa muy próximo al borde anterior del manto. El saco del estilo sobresale ligeramente del lazo intestinal (Fig. 17E). La cámara posterior del estómago es ligeramente más pequeña que la anterior. En relación al sistema genital femenino, la cápsula glandular constituye aproximadamente 3/4 de la longitud del oviducto paleal y la glándula del albumen es, por tanto, mucho más pequeña. Esta cápsula es anaranjada y presenta frecuentemente puntos negros en su epitelio. La bursa copulatrix sobresale claramente del oviducto paleal. No se distingue ningún conducto de

la bursa con lo que la abertura de ésta se sitúa muy cerca de la abertura anterior del oviducto renal. Solo existe un receptáculo seminal situado en posición 2 que es piriforme, elongado y que, en posición natural, se apoya fuertemente sobre el oviducto renal. Este receptáculo se localiza en el oviducto renal en posición ligeramente posterior respecto a la habitual que adopta en las otras especies de este grupo. De las características del genital masculino destaca la próstata (Fig. 17D) cuya mitad, aproximadamente, se sitúa en el interior de la cavidad paleal. El pene es muy alargado, despigmentado y se adelgaza gradualmente hacia la punta. La parte distal del pene tiene una forma diferente a la parte basal. Hay una diminuta papila no glandular situada en el lado cóncavo de la base del pene. El conducto del pene ondula fuertemente en la base del mismo.

INTRODUCCIÓN. El género *Chondrobasis* es un género monotípico estrechamente relacionado con el género *Boetersiella*, de cuya única especie, *C. levantina*, se conocen varias poblaciones distribuidas por el este de la península Ibérica. Dos poblaciones de esta especie fueron erróneamente descritas como *Hauffenia* (*Neohoratia*) *sturmi* (actualmente *Boetersiella sturmi*); éstas son: Fuente de los Castaños (o de los Nogales, según Gasull, 1981) en Benafer y Fuente de San Miguel en Viver, ambas de la provincia de Castellón. Por este motivo ya se conocía su concha y su genitalia masculina y femenina (Boeters, 1981: 57, figs. 1-2 y 61, fig. 2; Boeters, 1988: 215, figs. 132-133 y 218, figs. 160-61).

Chondrobasis levantina Arconada y Ramos, 2000

SINONIMIAS

Hauffenia (*Neohoratia*) *sturmi* (Rosenhauer): Boeters, 1981. *Arch. Molluskenkd.*, 11(1/3): 57, figs. 1-2; 61, fig. 2 (concha y anatomía) (non Rosenhauer, 1856)

Horatia (?) *sturmi* (Rosenhauer): Boeters, 1988. *Arch. Molluskenkd.*, 118: 215, figs. 132-133; 218, figs. 160-161 (concha y anatomía) (non Rosenhauer, 1856)

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo:

Holotipo: Fuente de San Miguel, Viver, Castellón. MNCN.1505/33262 (muestra metalizada para el MEB) (Fig. 27A). Paratipos depositados en el MNCN (ver listado) y MZUF: 17998 (2 paratipos), MNHN (2 paratipos), SMF: 312503 (2 paratipos) y NNM: 59381 (2 paratipos).

Otras localidades: esta especie se localiza en cinco provincias del este peninsular: Castellón, Valencia, Alicante, Teruel y Cuenca (ver Mapa).

Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo) (UTM: 30SVF493951) (7/3/1990) (R.A., D.M. y J.M.R.) MNCN.15.05/33262 (material conservado en alcohol 75% y muestra metalizada para el MEB) (29/9/1990) (E.R.) MNCN.15.05/33280 (material conservado en alcohol 75% y muestra metalizada para el MEB) (7/6/1994) (G.T.) MNCN.15.05/33264 (material conservado en alcohol 75%) (25/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33285 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C y muestra metalizada para el MEB). Fuente Ragudo, Viver, Castellón (UTM: 30SYK031247) (7/6/1994) (G.T.) MNCN.15.05/33265 (material conservado en alcohol 75%) (26/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33286 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C y muestra metalizada para el MEB); Fuente los Nogales, Benafer, Castellón (Boeters, 1981: 56) (UTM: 30SYK071235) (29/9/1990) (E.R.) MNCN.15.05/33279 (material conservado en alcohol 75%), (7/6/1994) (G.T.) MNCN.15.05/33267 (material conservado en alcohol 75%) (26/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33288 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C); Fuente El Tober, Viver, Castellón (UTM: 30SYK0423) (24/6/1994) (G.T.) MNCN.15.05/33275 (material conservado en alcohol 75%); Ojos del Prado, Viver, Castellón (UTM: 30SYK0324) (26/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33287 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C); Fuente Flores, Requena, Valencia (UTM: 30SXJ615725) (29/3/1992) (G.T.) MNCN.15.05/33263 (material conservado en alcohol 75% y muestra metalizada para el MEB) (27/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33289 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C); Fuente Bella, Jara-fuel, Valencia (UTM: 30SXJ6433) (13/6/1993) (G.T.) MNCN.15.05/33266 (material conservado en alcohol 75% y muestra metalizada para el MEB); Las Aguas, Ayora, Valencia (UTM: 30SXJ678249) (20/5/1994) (G.T.) MNCN.15.05/33269 (material conservado en alcohol 75%) (28/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33292 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C); Las Ventanas, Chelva, Valencia (UTM: 30SXX7101) (30/5/1992) (G.T.) MNCN.15.05/33272 (material conservado en alcohol 75%); Fuente la Gitana, Chelva, Valencia (UTM: 30SXX7003) (30/5/1992) (G.T.) MNCN.15.05/33276 (solo conchas y material conservado en alcohol 75%); Fuente Butaya, Cofrentes, Valencia (UTM: 30SXJ6844) (13/6/1993) (G.T.) MNCN.15.05/33274 (material conservado en alcohol 75%); Fuente Caroché, Teresa de Cofrentes, Valencia (UTM: 30SXJ799295)



(20/5/1994) (G.T.) MNCN.15.05/33278 (material conservado en alcohol 75%); y muestra metalizada para el MEB), (28/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33291 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C); Fuente La Pica, Viñuelas, Valencia (UTM: 30SXJ7155) (5/5/1994) (E.R.) MNCN.15.05/33281 (material conservado en alcohol 75%); Font Micarient, Montixelvo, Valencia (UTM: 30SYJ3107) (7/4/1994) (G.T.) MNCN.15.05/33277 (material conservado en alcohol 75%); nacimiento La Mina, Jarafuel, Valencia (UTM: 30SXJ645341) (28/5/1998) (B.A.) MNCN.15.05/33290 (material conservado en alcohol 75%, congelado a -72°C); río Mijares, Yatova, Valencia (UTM: 30SXY7859) (18/2/1990) (G.T.) MNCN.15.05/33271 (material conservado en alcohol 75%); río Amadoiro (Iótico), Relieu, Alicante (UTM: 30SYH3275) (1/4/1990) (G.T.) MNCN.15.05/33270 (material conservado en alcohol 75%); río Amadoiro (Iénico), Relieu, Alicante (UTM: 30SYH3275) (1/4/1990) (G.T.) MNCN.15.05/33273 (material conservado en alcohol 75%); nacimiento río Arcos, Arcos Salinas, Teruel (UTM: 30TXK6226) (28/8/1993) (G.T.) MNCN.15.05/33268 (material conservado en alcohol 75% y muestra metalizada para el MEB); nacimiento entre Priego y Poyatos, Serranía de Cuenca, Cuenca (UTM: 30TWK7676) (1/10/1992) (E.R.) MNCN.15.05/33282 (solo conchas y material conservado en alcohol 75%); manantial cercano al río Escabas, El Hosquillo, Cuenca (UTM: 30TWK857718) (2/9/1992) (E.R.) MNCN.15.05/33283 (material conservado en alcohol 75%); nacimiento en Boniches, entre Cañete y Landete, Cuenca (UTM: 30SXX175273) (E.R.) MNCN.15.05/33284 (material conservado en alcohol 75%).

LOCALIDAD TIPO. Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (UTM: 30SVF493951) (Boeters, 1981: 56).

ETIMOLOGÍA. El nombre "levantina" deriva de "levante" que se refiere a un amplia área geográfica que comprende parte del este de la Península Ibérica, donde se distribuye esta especie.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 29). Presenta una concha de tipo deprimida-troquiforme o valvatiforme (Figs. 27A-C, H). Se trata de una concha voluminosa, de longitud y anchura similares, con 3,1-3,5 vueltas de espira y con una última vuelta relativamente estrecha en comparación con las especies más valvatoides del grupo (Fig. 28A). Esta vuelta de la teleoconcha ocupa 6/7 de la longitud total de la concha. La protoconcha tiene 1,5 vueltas de espira, una anchura total de $390\ \mu\text{m}$, aproximadamente, y un núcleo estrecho que mide alrededor de $144\ \mu\text{m}$ de anchura (Fig. 28B). La microescultura de la protoconcha es característica de este grupo de especies (Fig. 28C). La abertura es frontal y redondeada (Figs. 27A-C). El labio externo es fino y el borde externo es ligeramente sinuoso adapical (Figs. 27D-F). El labio interno es grueso y se repliega notoriamente sobre el ombligo, dejando este prácticamente oculto (Fig. 27G). El periostraco es amarillento y tiene depósitos de color blanco.

En la localidad típica encontramos algunas conchas muy erosionadas (Fig. 27H) y otras tapizadas con acúmulos de color blanco que ocultan el número de vueltas de espira y la longitud de la protoconcha. Se ha comparado la forma general de la concha de la localidad tipo con la de aquellas poblaciones de las que se disponía de un número suficiente de ejemplares. Se observa que las conchas de las poblaciones de Fuente Flores (Requena), Fuente Ragudo (Viver), Font Micarient (Montixelvo) y Fuente Caroché (Teresa de Cofrentes) son más altas y anchas que las de la localidad tipo y, asimismo, que las demás poblaciones medidas tienen tamaños similares a los de la localidad tipo.

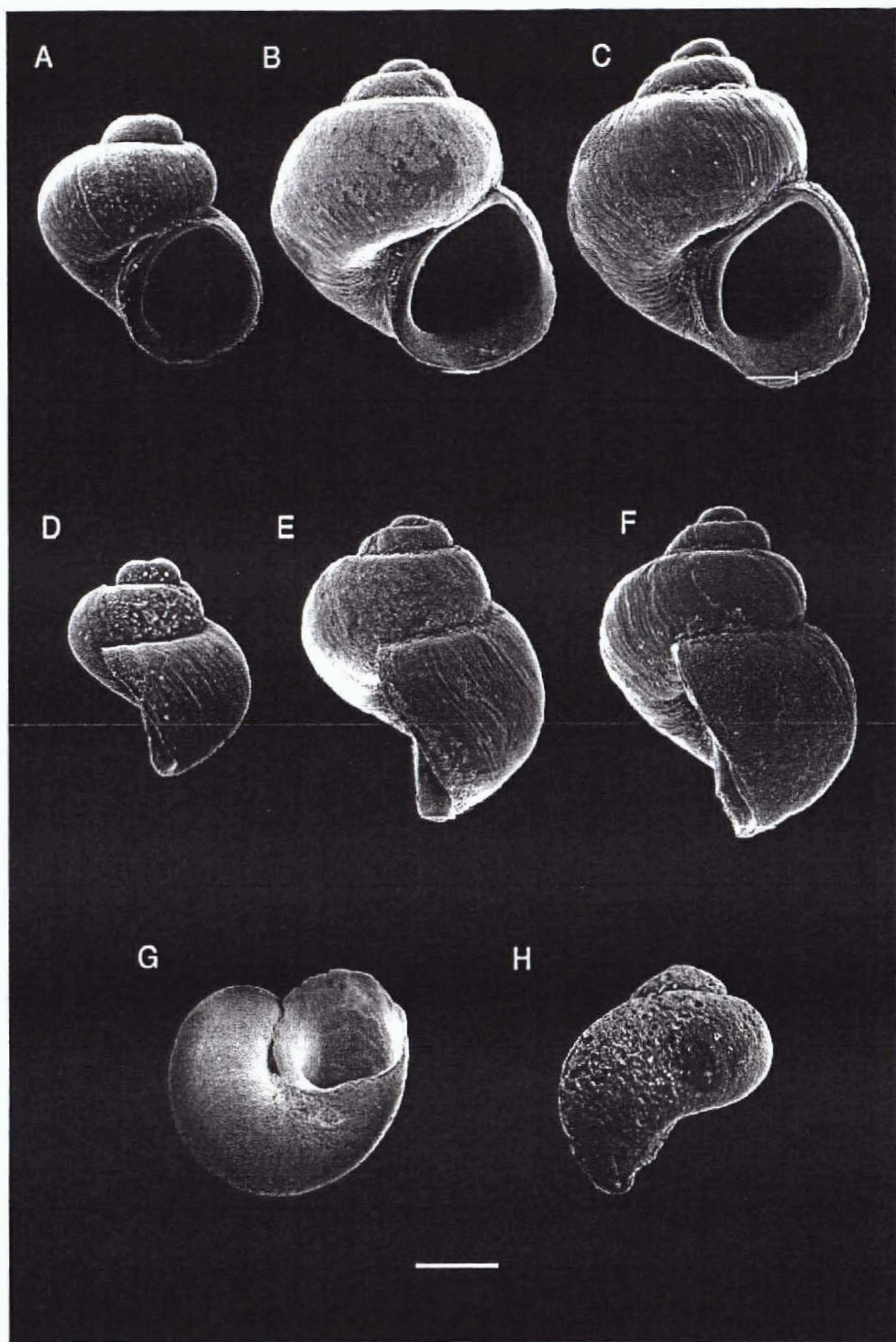


Fig. 27. Conchas de *Chondrobasis levantina*. A, D, G, y H. Conchas procedentes de Viver, Castellón (localidad tipo). A. Holotipo. B y E. Conchas de la localidad de Fuente Bella, Jarafuel (Valencia). C y F. Conchas de la localidad de Fuente Caroche, Teresa de Cofrentes (Valencia). A, B y C. Conchas de frente. D, E y F. Conchas de perfil. G. Ombligo. H. Visión posterior de la concha. Escala: 500 μ m.

Opérculo (Tabla 30). Opérculo oval, paucispiral y con un núcleo subcentral (Fig. 28D). La impresión muscular del pie en la cara interna del opérculo es grande y ovalada (Fig. 28E), aunque, en ocasiones, sea redondeada. El color puede ser amarillento pálido (localidad tipo, Viñuelas, Mijares), amarillo intenso (poblaciones de Cuenca, Fuente Ragudo, Viver), y naranja brillante (Teresa de Cofrentes, Ayora, Benafer, etc.).

Tabla 29. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo); 2- Fuente Flores, Requena, Valencia; 3- Fuente Ragudo, Viver, Castellón; 4- Fuente Bella, Jarafuel, V; 5- Fuente de los Nogales, Benafar, Castellón; 6- Nacimiento del río Arcos, Arcos Salinas, Teruel; 7- Las Aguas, Ayora, Valencia; 8- Fuente Butaya, Cofrentes, V; 9- Fuente El Tobé, Viver, Castellón; 10- Fuente La Gitana, Chelva, Valencia; 11- Font Micarient, Montxelvó, Valencia; 12- Fuente Carroche, Teresa de Cofrentes, Valencia.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V	Media \pm S.D.; C.V
	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)	(Máx-Min)
	(n=20)	(n=10)	(n=12)	(n=13)	(n=12)	(n=12)	(n=10)	(n=10)	(n=13)	(n=11)	(n=10)	(n=10)
SL	1,07 \pm 0,19; 0,18 (1,33-0,76)	1,35 \pm 0,17; 0,18 (1,53-0,97)	1,34 \pm 0,23; 0,17 (1,75-0,90)	0,94 \pm 0,16; 0,17 (1,25-0,67)	1,16 \pm 0,28; 0,24 (1,69-0,65)	1,09 \pm 0,24; 0,22 (1,42-0,70)	1,14 \pm 0,06; 0,06 (1,23-1,04)	1,06 \pm 0,27; 0,25 (1,50-0,72)	1,03 \pm 0,30; 0,30 (1,45-0,64)	1,15 \pm 0,12; 0,10 (1,37-1,00)	1,27 \pm 0,25; 0,19 (1,60-0,90)	1,35 \pm 0,23; 0,17 (1,72-0,92)
SW	0,99 \pm 0,13; 0,13 (1,20-0,78)	1,33 \pm 0,14; 0,11 (1,58-1,06)	1,28 \pm 0,15; 0,12 (1,53-0,97)	0,96 \pm 0,15; 0,16 (1,26-0,72)	1,05 \pm 0,16; 0,15 (1,39-0,76)	1,13 \pm 0,19; 0,17 (1,39-0,79)	1,04 \pm 0,05; 0,05 (1,11-0,97)	1,00 \pm 0,20; 0,20 (1,34-0,78)	0,99 \pm 0,21; 0,21 (1,28-0,70)	1,08 \pm 0,09; 0,09 (1,22-0,98)	1,16 \pm 0,16; 0,14 (1,42-0,90)	1,23 \pm 0,16; 0,13 (1,50-0,90)
SL/SW	1,07 \pm 0,07; 0,06 (1,21-0,96)	1,01 \pm 0,07; 0,07 (1,15-0,91)	1,04 \pm 0,08; 0,07 (1,18-0,91)	0,98 \pm 0,05; 0,05 (1,11-0,93)	1,09 \pm 0,12; 0,11 (1,21-0,85)	0,96 \pm 0,07; 0,07 (1,05-0,82)	1,09 \pm 0,04; 0,03 (1,16-1,01)	1,05 \pm 0,07; 0,06 (1,15-0,92)	1,02 \pm 0,10; 0,10 (1,16-0,85)	1,06 \pm 0,04; 0,04 (1,12-0,97)	1,09 \pm 0,12; 0,11 (1,21-0,85)	1,08 \pm 0,05; 0,05 (1,17-1,01)
AH	0,62 \pm 0,08; 0,14 (0,78-0,47)	0,84 \pm 0,09; 0,11 (0,97-0,64)	0,79 \pm 0,09; 0,11 (0,95-0,62)	0,61 \pm 0,09; 0,15 (0,78-0,44)	0,67 \pm 0,12; 0,18 (0,89-0,45)	0,72 \pm 0,14; 0,19 (0,89-0,48)	0,64 \pm 0,04; 0,06 (0,70-0,59)	0,61 \pm 0,13; 0,22 (0,78-0,37)	0,62 \pm 0,14; 0,22 (0,84-0,44)	0,70 \pm 0,07; 0,10 (0,80-0,59)	0,75 \pm 0,13; 0,17 (1,02-0,61)	0,77 \pm 0,12; 0,15 (0,95-0,54)
LBW	0,95 \pm 0,16; 0,17 (1,22-0,70)	1,19 \pm 0,14; 0,12 (1,34-0,89)	1,19 \pm 0,19; 0,16 (1,50-0,83)	0,84 \pm 0,13; 0,16 (1,09-0,59)	1,00 \pm 0,23; 0,23 (1,43-0,57)	0,99 \pm 0,21; 0,22 (1,26-0,62)	0,99 \pm 0,07; 0,07 (1,08-0,87)	0,90 \pm 0,21; 0,24 (1,25-0,62)	0,90 \pm 0,25; 0,28 (1,23-0,58)	1,02 \pm 0,10; 0,10 (1,20-0,90)	1,12 \pm 0,22; 0,20 (1,41-0,83)	1,17 \pm 0,20; 0,17 (1,47-0,81)
WBW	0,83 \pm 0,14; 0,17 (1,03-0,61)	1,07 \pm 0,12; 0,11 (1,22-0,81)	1,08 \pm 0,17; 0,15 (1,33-0,75)	0,78 \pm 0,12; 0,16 (0,98-0,58)	0,86 \pm 0,17; 0,20 (1,20-0,34)	0,91 \pm 0,17; 0,19 (1,15-0,62)	0,88 \pm 0,05; 0,05 (0,95-0,81)	0,83 \pm 0,19; 0,23 (1,12-0,62)	0,78 \pm 0,19; 0,24 (1,03-0,51)	0,91 \pm 0,07; 0,08 (1,02-0,81)	0,95 \pm 0,14; 0,15 (1,12-0,72)	1,02 \pm 0,15; 0,15 (1,27-0,70)
AmL	0,64 \pm 0,09; 0,14 (0,78-0,47)	0,79 \pm 0,08; 0,10 (0,90-0,62)	0,72 \pm 0,07; 0,10 (0,81-0,59)	0,57 \pm 0,06; 0,11 (0,70-0,48)	0,66 \pm 0,11; 0,17 (0,81-0,42)	0,67 \pm 0,12; 0,18 (0,81-0,45)	0,62 \pm 0,04; 0,06 (0,67-0,57)	0,61 \pm 0,13; 0,21 (0,81-0,44)	0,60 \pm 0,14; 0,23 (0,83-0,40)	0,71 \pm 0,08; 0,12 (0,85-0,56)	0,74 \pm 0,10; 0,13 (0,87-0,62)	0,76 \pm 0,12; 0,15 (0,95-0,50)
AmW	0,50 \pm 0,06; 0,13 (0,61-0,40)	0,68 \pm 0,07; 0,11 (0,78-0,54)	0,61 \pm 0,07; 0,12 (0,75-0,47)	0,45 \pm 0,07; 0,15 (0,59-0,34)	0,55 \pm 0,08; 0,15 (0,70-0,39)	0,55 \pm 0,11; 0,19 (0,75-0,39)	0,50 \pm 0,03; 0,05 (0,56-0,47)	0,49 \pm 0,14; 0,28 (0,75-0,34)	0,53 \pm 0,15; 0,29 (0,92-0,36)	0,59 \pm 0,09; 0,15 (0,70-0,48)	0,60 \pm 0,12; 0,20 (0,82-0,48)	0,63 \pm 0,09; 0,14 (0,80-0,45)
NSW	3,00 \pm 0,16; 0,05 (3,25-2,50)	3,30 \pm 0,16; 0,05 (3,50-3,00)	3,29 \pm 0,18; 0,05 (3,50-3,00)	3,27 \pm 0,22; 0,07 (3,75-3,00)	3,29 \pm 0,38; 0,12 (3,50-2,50)	3,21 \pm 0,18; 0,06 (3,50-3,00)	3,38 \pm 0,18; 0,05 (3,50-3,00)	3,31 \pm 0,33; 0,10 (3,75-2,75)	2,98 \pm 0,47; 0,16 (3,50-2,50)	3,30 \pm 0,15; 0,05 (3,50-3,00)	3,30 \pm 0,39; 0,12 (3,50-2,25)	3,53 \pm 0,18; 0,05 (4,00-3,25)

Tabla 30. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 8)	0,63	0,08	0,13	0,78	0,53
OW (n= 8)	0,48	0,07	0,14	0,60	0,37
OLWL (n= 4)	0,27	0,05	0,19	0,32	0,21
OLWW (n= 4)	0,21	0,04	0,21	0,24	0,15
NL (n= 4)	0,24	0,04	0,18	0,30	0,20
NW (n= 4)	0,28	0,05	0,18	0,35	0,24
OL/OW (n= 8)	1,32	0,10	0,08	1,50	1,20

Cabeza-pie. El morro está pigmentado de un color negro intenso pero el resto de la cabeza es de color gris (Fig. 30A). La región central de la cabeza que corresponde a la masa bucal está poco pigmentada.

Sistema nervioso (Fig. 17A). Todos los ganglios presentan puntos negros en toda su superficie. Las medidas de los ganglios y conectivos son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,33 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,07 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,08 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,06 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,05 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,11 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,01 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,47.

Pigmentación externa del manto. El epitelio externo del manto presenta un color negro uniforme.

Cavidad paleal (Tabla 31). El osfradio ocupa, aproximadamente, 1/5 de la longitud total de la cavidad paleal. No existe ningún vestigio de ctenidio (Fig. 17C).

Tabla 31. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OS L (n= 3)	0,20	0,03	0,16	0,23	0,18
OS W (n= 3)	0,13	0,02	0,19	0,15	0,09

Sistema digestivo (Tabla 32). El estómago es ligeramente más largo que ancho y aunque, por lo general, el saco del estilo sobresale anteriormente al lazo del intestino (Fig. 17E), en numerosas ocasiones se ha observado lo contrario, es decir, que queda por debajo del lazo que forma el intestino. La cámara posterior del estómago es igual o ligeramente menor que la anterior.

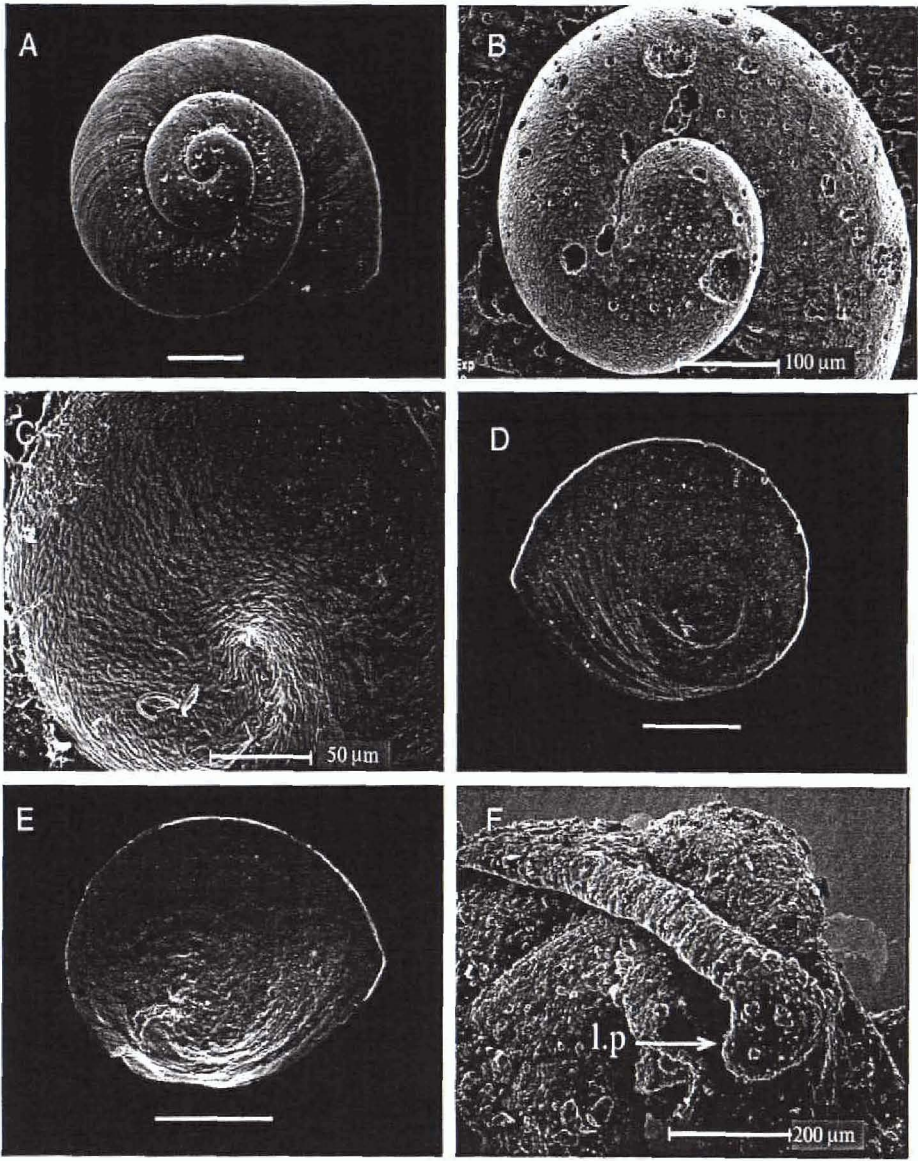


Fig. 28. Conchas, opérculos y pene de *Chondrobasis levantina*. Todas las fotografías proceden de ejemplares recogidos en la localidad tipo, salvo F, que procede de Fuente Flores, Requena. A. Vista apical de la concha. B y C. Protoconcha y microescultura. D y E. Cara externa e interna del opérculo. F. Detalle del lóbulo peneal. Escala A, D y E: 200 μ m. Abreviaturas en el capítulo IV.

La rádula (Tabla 33) es larga (0,5%), tiene aproximadamente 67 filas de dientes y es típicamente taenioglosa (Fig. 29A). El diente central tiene una única cúspide basal a cada lado, recta o ligeramente curvada hacia los márgenes laterales (Figs.

Tabla 32. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Ss L (n= 5)	0,21	0,04	0,19	0,25	0,15
Ss W (n= 5)	0,17	0,02	0,12	0,19	0,14
St L (n= 5)	0,30	0,05	0,15	0,36	0,23
St W (n= 5)	0,29	0,06	0,22	0,37	0,20

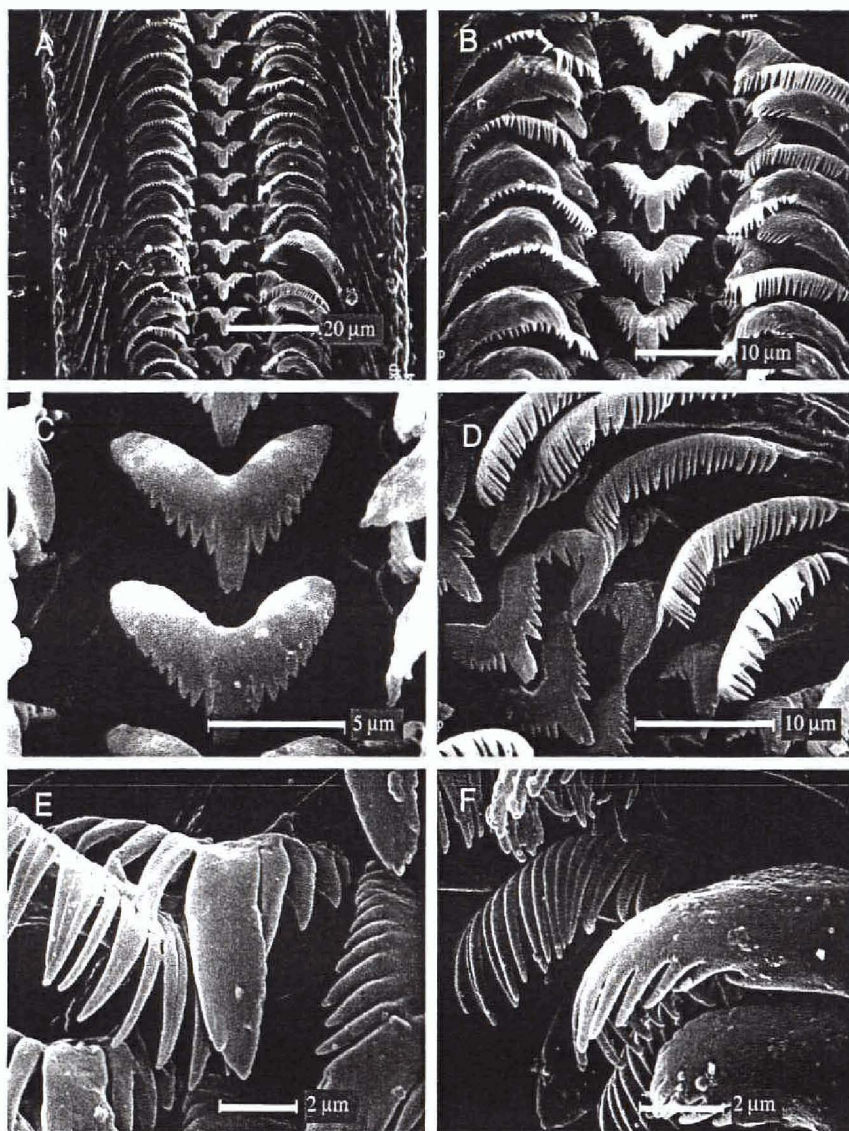


Fig. 29. Rádula de *Chondrobasis levantina* de ejemplares procedentes de la localidad tipo. A y B. Filas transversales de dientes. C. Diente central. D. Dientes centrales, laterales y marginales internos. E. Detalle del diente lateral y del diente marginal interno. Los denticulos del diente marginal interno están frecuentemente fusionados. F. Dientes marginales internos y externos.

29B-C); la distancia entre ambas cúspides es de $6,84 \mu\text{m}$, aproximadamente. La cúspide central de este diente es larga, apuntada y está acompañada de 4-7 pequeños denticulos a cada lado que van redondeándose y disminuyendo de tamaño a medida que se alejan de ella. El margen superior de este diente está suavemente excavado en la zona media. El diente marginal interno posee entre 29 y 32 denticulos que, frecuentemente, se encuentran agrupados en parejas (Figs. 29D-F).

Sistema genital masculino (Tabla 34). Los lóbulos anteriores que forman los testículos y parte de la vesícula seminal están situados sobre la cámara posterior del estómago. Algo menos de la mitad de la próstata (Fig. 17D) está incluida dentro de la cavidad paleal. El pene está despigmentado, es estrecho y largo en relación con la longi-

Tabla 33. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	4-6+C+4-7/ 1-1
W diente central (n= 6)	~ 9,6 μm
Fórmula diente lateral izdo. (n= 10)	4,5-C-6
Fórmula diente marginal interno (n= 8)	29-32 cúspides
Fórmula diente marginal externo (n= 4)	8-11 cúspides
L. de la rádula (n= 1)	>557 μm
W. de la rádula (n= 1)	74 μm
Nº de filas (n= 1)	~ 67

tud de la cabeza (Fig. 30A). Su base es pequeña y en su cara interna se sitúa una pequeña papila, frecuentemente poco desarrollada (Figs. 28F y 30B). Las secciones histológicas realizadas en varios machos nos permiten descartar que tal papila sea de origen glandular. El conducto peneal se ondula notoriamente en la base del pene, pero discurre recto en dirección a la punta, pegado al borde convexo del pene (Fig. 30B).

Tabla 34. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Pr L (n= 3)	0,49	0,04	0,08	0,53	0,45
Pr W (n= 3)	0,23	0,02	0,09	0,25	0,21
P L (n= 7)	0,86	0,12	0,14	1,05	0,66
P W (n= 7)	0,05	0,01	0,22	0,06	0,03
L.p. L (n= 7)	0,06	0,02	0,39	0,11	0,03
L.p. W (n= 7)	0,05	0,01	0,21	0,06	0,03
Longitud cabeza (n= 10)	0,70	0,11	0,15	0,88	0,51
P L/L cabeza (n= 10)	1,11	0,10	0,09	1,27	0,93

Sistema genital femenino (Tabla 35). El oviducto renal forma, generalmente, un lazo en forma de S (Fig. 30C), aunque en ocasiones sea simplemente un lazo que forma un círculo muy abierto. En la localidad tipo, el oviducto renal presenta la característica forma en S. Sin embargo, en los ejemplares de todas las poblaciones de Cuenca y de algunas de Valencia —de Fuente La Pica (Viñuelas), Las Aguas (Ayora), Fuente Flores (Requena) y Fuente Bella (Jarafuel)— y de Castellón —Fuente Ragudo (Viver)— es frecuente encontrar al oviducto renal adoptando el segundo tipo de conformación descrito. La genitalia anterior femenina está también constituida por una bursa copulatrix y un único receptáculo seminal situado en posición 2. El RS2 es sésil y se encuentra apoyado o recostado sobre el oviducto renal (Fig. 30D). El tamaño de este receptáculo varía incluso entre las hembras de una misma población y, por tanto, puede observarse, bien un receptáculo visible y muy desarrollado, bien una simple

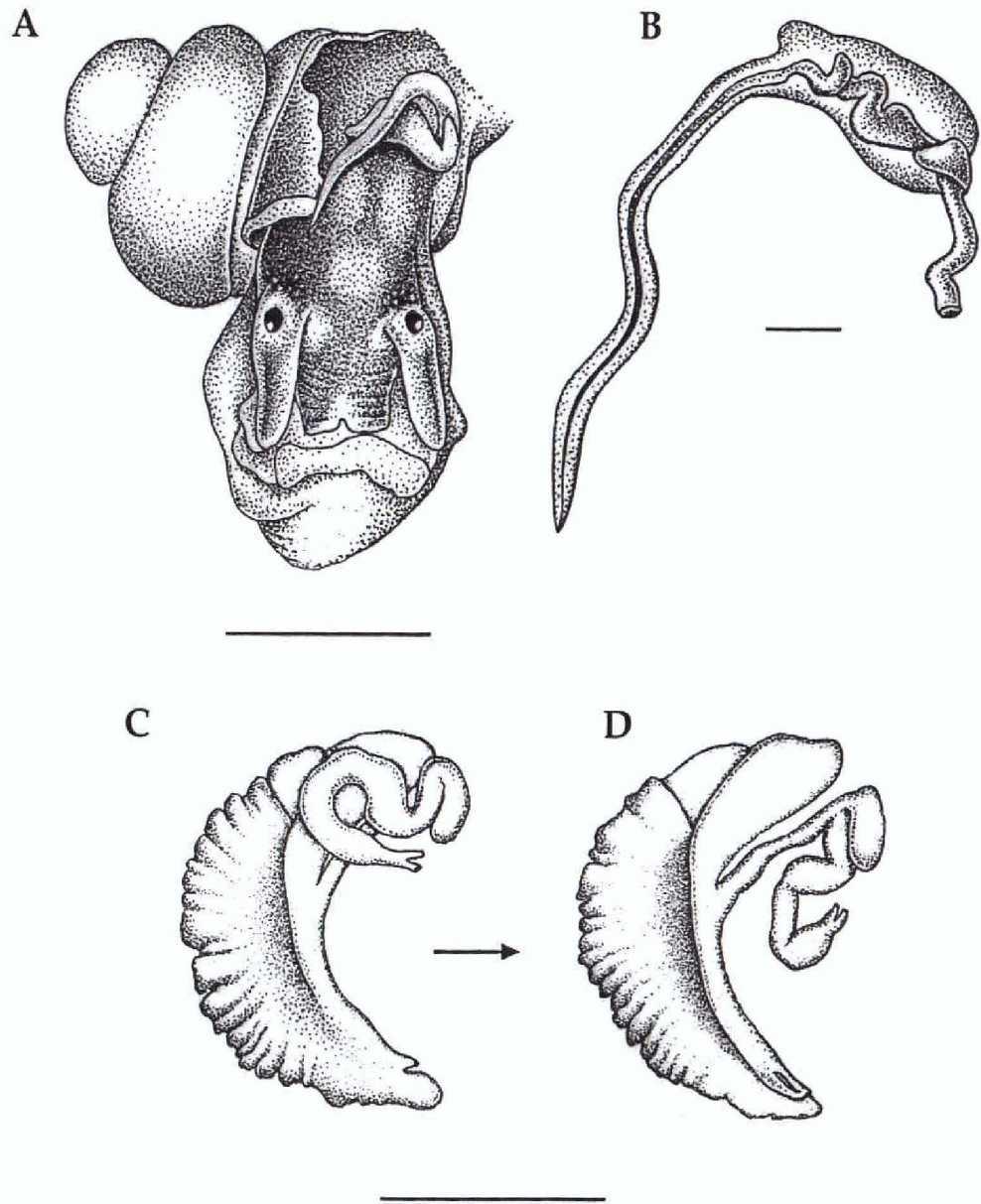


Fig. 30. Anatomía genital anterior masculina y femenina de *Chondrobasis levantina*. A y B. Cabeza de macho y pene. C y D. Sistema genital anterior femenino completo (C) y detalle de la bursa y receptáculo seminal tras eliminar el oviducto paleal (D). Escala figuras A, C, D: 500 µm; figura B: 100 µm.

Tabla 35. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de Fuente de San Miguel, Viver, Castellón (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Op L (n= 6)	0,60	0,10	0,16	0,70	0,47
Op W (n= 6)	0,26	0,03	0,10	0,28	0,22
G.a. L (n= 4)	0,17	0,08	0,49	0,30	0,12
C.g. L (n= 4)	0,49	0,10	0,21	0,58	0,34
RS2 L (n= 4)	0,10	0,06	0,61	0,16	0,02
RS2 W (n= 4)	0,05	0,02	0,39	0,08	0,03
BC L (n= 4)	0,31	0,08	0,27	0,36	0,19
BC W (n= 4)	0,14	0,03	0,24	0,17	0,09
dBC L (n= 3)	0,02	0,02	1,01	0,03	0,00

protuberancia prácticamente indistinguible. La bursa copulatriz es piriforme-elongada y está bien desarrollada (Fig. 30D); mide más de 1/3 de la longitud del oviducto paleal y sobresale por detrás de este último. El conducto de la bursa es muy corto en relación con la longitud de la bursa y no presenta ningún estrechamiento en el punto de inserción con la bursa. Debido a su diminuto tamaño, en ocasiones no es posible distinguir dicho conducto.

El oviducto paleal ocupa más de 1/3 de la longitud total del cuerpo y no presenta ningún tipo de estrechamiento, tal y como sucede en algunas especies del género *Islamia* (antes *Neohoratia*) (Fig. 30C). Tiene una cápsula glandular de gran tamaño, de modo que más de la mitad de la misma está situada dentro de la cavidad paleal. El resto de la cápsula glandular y toda la glándula del albumen se sitúan fuera de la misma. La cápsula glandular está recubierta por un fino epitelio con manchas oscuras dispersas.

HÁBITAT. Esta especie se encuentra generalmente sobre piedras, arena y grava pero también vive sobre las hojas de los chopos caídas en el lecho de las fuentes.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium casertanum*, *P. personatum*, *Theodoxus* sp., *Melanosia* sp., *Lymnaea truncatula*, *Physa acuta*, *Succinea* sp., *Ancylus* sp., *Potamopyrgus antipodarum*, *Pseudamnicola* (*Pseudamnicola*) *spirata* e *Islamia schuelei*.

OBSERVACIONES. La anatomía genital femenina y masculina de esta especie ya había sido descrita (Boeters, 1981), si bien fue erróneamente asignada a la especie *Hauffenia* (*Neohoratia*) *sturmi* (ver observaciones en *Boetersiella sturmi*). En las ilustraciones de Boeters (1981, 1988), el oviducto renal siempre forma el característico lazo en forma de S, pero, mientras que en su primera descripción no se distingue ni bursa copulatriz ni receptáculo seminal (Boeters, 1981), en la segunda (Boeters, 1988), sí, lo que condujo a Boeters a comparar esta especie con el género *Hauffenia*.

En las poblaciones que han sido estudiadas, la presencia de un RS2 pequeño coincide con la de un oviducto renal en forma de amplio círculo. Por el contrario, las poblaciones que presentan un oviducto renal en forma de S (por ejemplo, la localidad tipo), presentan un RS2 mucho mayor. Se ha propuesto que la forma del receptáculo seminal está directamente relacionada con la cantidad de esperma que contiene (Hershler y Ponder, 1998). En consecuencia, parece probable que las diferencias intraespecíficas observadas en esta especie sean debidas a ejemplares en diferente estado fisiológico.

VARIABILIDAD MORFOLÓGICA Y MORFOMÉTRICA ENTRE *BOETERSIELLA* Y *CHONDROBASIS*

Estos dos géneros estrechamente relacionados poseen una serie de caracteres morfológicos que permiten diferenciarlos. Así, *C. levantina* tiene la microescultura de la protoconcha con una punteadura más marcada, su concha es más corta y ancha y, del mismo modo, la altura de la abertura es menor. La pigmentación cefálica es menor que en *B. sturmi* pero se parece más a la de *B. davisi*. La rádula es más estrecha que la de *B. sturmi* pero más ancha que la de *B. davisi* y el diente central de la rádula es más largo y estrecho. El borde superior del diente central está menos excavado en *C. levantina*, mientras que en las otras dos especies la curvatura está mucho más marcada. En *C. levantina*, el número de cúspides del diente marginal interno es mayor y están, además, fusionadas por parejas. Respecto al genital masculino, la base del pene de esta especie es más larga y delgada, posee un conducto peneal fuertemente ondulado y, en su cara interna, una pequeña papila no glandular. El oviducto renal tiene forma de S mientras que en *B. davisi* y *B. sturmi* forma un círculo abierto. El RS2 está estrechamente unido al oviducto renal mientras que en las otras dos especies se apoya sobre la bursa copulatriz. Ésta es más larga y piriforme en *C. levantina* en comparación con la forma redondeada de *B. sturmi* y su conducto es muy corto o inexistente, rasgo que no comparte con las dos especies de *Boetersiella*.

Los resultados moleculares obtenidos muestran un reciente origen común entre las especies de estos dos géneros que están más relacionadas entre sí que con el resto de las especies de hidróbidos ibéricos estudiados. A pesar de que *C. levantina* presenta, en ocasiones, caracteres intermedios entre *B. sturmi* y *B. davisi*, los resultados anteriormente mencionados, unidos a las diferencias morfológicas enumeradas nos ha llevado a disgregar a estas tres especies en dos géneros distintos en lugar de englobar a todas ellas en un "supergénero" que presentara una enorme variabilidad morfológica.

En relación a su clasificación supragenérica, *Boetersiella* y *Chondrobasis* comparten caracteres de la familia Horatiidae, subfamilia Horatiinae (*sensu* Giusti y Pezzoli, 1982a) —ausencia de ciego gástrico, pene sin flagelo lateral, un único receptáculo seminal y ausencia de conducto gonopericárdico— y, al mismo tiempo, presentan rasgos comunes con los Pseudohoratiinae (*sensu* Radoman, 1978a) —conchas valvatoides con apertura redondeada-cuadrangular, un corto conectivo subesofágico, bursa copulatriz y RS2— y con los Hydrobiinae, tribu Horatiini, clado Horatia (*sensu* Bernasconi, 1992) —conchas valvatoides con una última vuelta muy desarrollada y un ombligo semicerrado, una bursa copulatriz pedunculada y un RS2, diente central de la rádula con una única cúspide basal a cada lado. En la revisión de Boeters (1988), estos dos géneros no podrían estar incluidos en la subfamilia Horatiinae ya que ésta se caracteriza por un reducido número de

lamelas. Siguiendo el criterio conservador aplicado por Ponder y Waren (1988) en una reciente clasificación, las categorías supragenéricas anteriores —y, por tanto, *Boetersiella* y *Chondrobasis*— estarían, probablemente, reunidas en la subfamilia Hydrobiinae, familia Hydrobiidae. Dado el carácter no conservado del sistema genital femenino (Davis, 1979), y del sistema genital masculino (Giusti y Pezzoli, 1984), no podemos emplear con total seguridad ambos grupos de atributos para inferir las relaciones supragenéricas de estos dos géneros. El estudio más detallado a nivel morfológico y molecular de miembros de las diferentes subfamilias de hidróbidos y la elaboración de hipótesis filogenéticas son fundamentales para resolver las relaciones evolutivas de los hidróbidos de la península Ibérica con otras faunas estrechamente relacionadas y pertenecientes a diferentes áreas geográficas, principalmente al área mediterránea (Italia, sur de Francia y península Balcánica, fundamentalmente).

El análisis multivariante de las variables conculológicas se abordó de dos maneras; por un lado, se estudiaron las diferencias interpoblacionales para cada especie (variabilidad intraespecífica) y, por el otro, se estudiaron las diferencias entre especies (Tabla 36).

Las diferencias conculológicas entre las 14 poblaciones de *C. levantina* sólo permiten distinguir unas pocas como Requena, Jarafuel y Benafer. Sin embargo, ninguna de las variables empleadas diferencia entre ambas poblaciones de *B. sturmi* (Sierra Harana y Mata Bejid). En el caso de *B. davisii*, no se dispuso de datos morfométricos de la población de Padul para compararlos con la localidad tipo (Durcal).

Tabla 36. Resultados del análisis multivariante y test de Scheffé para las variables conculológicas. Las variables representadas muestran diferencias significativas. * $p < 0,001$, (l.t.)= localidad tipo.

	<i>C. levantina</i> (l.t.)	<i>B. sturmi</i> (l.t.)	<i>B. sturmi</i> (M.Bejid)	<i>B. davisii</i> (l.t.)
<i>C. levantina</i> (l.t.)		SL, SW*, LBW, WBW, AH*, AL*, AW, NSW*	SW, WBW, AH, AL, NSW	AH, NSW
<i>C. levantina</i> (Requena)	SW*, AH*, AW			SW
<i>C. levantina</i> (Jarafuel)	SW, WBW, AH			
<i>C. levantina</i> (Benafer)	AH	SL, SW*, LBW*, WBW*, AHAL*, AW*	SL, SW, LBW, AH, AL*, AW	AH
<i>C. levantina</i> (Teruel)		SW, AH, AL		
<i>C. levantina</i> (Ayora)		AL		
<i>C. levantina</i> (Cofrentes)		SW, AH, AL*		
<i>C. levantina</i> (El Tobé)		SW, LBW, AH*, AL*, AW	AL	
<i>C. levantina</i> (Chelva)		SL, LBW, WBW*, AH*,	AL*, NSW	AL
<i>B. sturmi</i> (l.t.)	SL, SW*, LBW, WBW, AH*, AL*, AW, NSW*			SL, SW, WBW, AH*, AW
<i>B. sturmi</i> (M. Bejid)	SW, WBW, AH, AL, NSW			
<i>B. davisii</i> (l.t.)	AH, NSW	SL, SW, WBW, AH*, AW		

La variabilidad interespecífica se estudió i) comparando únicamente la localidad tipo de cada especie, ii) comparando el resto de las localidades. En el primer caso, se encontraron muchas diferencias entre *B. sturmi* y *C. levantina*. Algunas diferencias importantes también se han observado entre *B. sturmi* y *B. davisi* basadas fundamentalmente en las variables que definen la forma general de la concha (SL, SW, WBW, AW). Sin embargo, sólo dos caracteres, la altura de la abertura (AH) y el número de vueltas de espira (NSW) son idóneos para distinguir entre *C. levantina* y *B. davisi*. Cuando se incluyen todas las poblaciones en el análisis interespecífico, los resultados muestran que los ejemplares de *B. sturmi* de la localidad tipo se diferencian de los de algunas de las poblaciones de *C. levantina* [Benafer, Teruel, Ayora, Cofrentes, Viver (El Tobé) y Chelva] mientras que los de *B. sturmi* de Mata Bejid solo se diferencian de los de una de ellas (Benafer) y escasamente de los de las otras dos [Viver (El Tobé) y Chelva]. Las diferencias entre *B. davisi* y *C. levantina* residen en dos poblaciones (Requena y Benafer) mientras que ninguna resulta de la comparación con *B. sturmi* de Mata Bejid. Por tanto y, como es previsible, parece ser que la mayor variabilidad intrapoblacional reside en *C. levantina*, debido probablemente a su amplia distribución geográfica y que, *B. sturmi* de Sierra Harana es la población que muestra mayores diferencias significativas en relación con las otras dos especies.

Aunque los valores absolutos de algunas de las variables conquiológicas de *B. sturmi*, *B. davisi* y *C. levantina* son muy distintos, las relaciones entre ellas (SL/SW, AW/AW y AL/AW) muestran valores similares. Ninguno de los caracteres operculares mostró diferencias significativas entre especies. En relación a los caracteres anatómicos, ni el genital masculino, ni el sistema digestivo muestra diferencias entre las tres especies, excepto la anchura del saco del estilo que nos permite diferenciar entre *B. sturmi* y *C. levantina* ($p < 0,05$). Por el contrario, la genitalia femenina parece más eficaz para discriminar entre estas especies, algunos de cuyos caracteres presentan diferencias altamente significativas ($p < 0,001$): BcL, dBcL, dBcW, RS2L, RS2W. Otros caracteres no genitales como el tamaño del osfradio, muestran también diferencias altamente significativas entre las especies estudiadas.

El análisis de las funciones discriminantes (DFA) para las variables conquiológicas proporciona dos funciones (o raíces) altamente significativas (λ de Wilk = 0,102, $F(16,102) = 13,515$, $p < 0,001$). Todas las variables se incluyeron en el análisis. La primera función discriminante está condicionada fundamentalmente por las variables siguientes: altura de la abertura (AH), longitud de la concha (SL) y número de vueltas de espira (NSW). El resto contribuye en menor medida en esta función. El 78% de la capacidad discriminatoria reside en esta primera función. La segunda raíz o función está condicionada fundamentalmente por tres variables que son: la longitud de la concha (SL), la anchura de la última vuelta (LBW), la longitud máxima de la abertura (AmL) y, en menor medida, por las restantes.

Las funciones de clasificación son (sólo localidades tipo):

B. sturmi:

$$f1 = 279.090 + (66.768 \times \text{LBW}) + (123.514 \times \text{AH}) + (145.347 \times \text{SL}) + (59.086 \times \text{WBW}) + (46.987 \times \text{SW}) + (71.406 \times \text{AmL}) + (3.970 \times \text{AmW}) + (173.191 \times \text{NSW}).$$

B. davisi:

$$3 = 347.044 + (86.418 \times \text{LBW}) + (153.928 \times \text{AH}) + (191.971 \times \text{SL}) + (74.306 \times \text{WBW}) + (32.007 \times \text{SW}) + (44.909 \times \text{AmL}) + (0.319 \times \text{AmW}) + (194.205 \times \text{NSW}).$$

C. levantina:

$$f2 = 384.613 + (58.151 \times \text{LBW}) + (199.755 \times \text{AH}) + (169.337 \times \text{SL}) + (61.787 \times \text{WBW}) + (47.708 \times \text{SW}) + (73.536 \times \text{AmL}) + (24.722 \times \text{AmW}) + (196.233 \times \text{NSW}).$$

La gráfica de puntos, que representa la localidad tipo de cada una de las especies, muestra una gran superposición de *B. davisi* con *B. sturmi* y *C. levantina* (Fig. 31). Del número total de ejemplares, el 85% estaban correctamente clasificados como *B. sturmi* y el 95% igual para las otras dos especies.

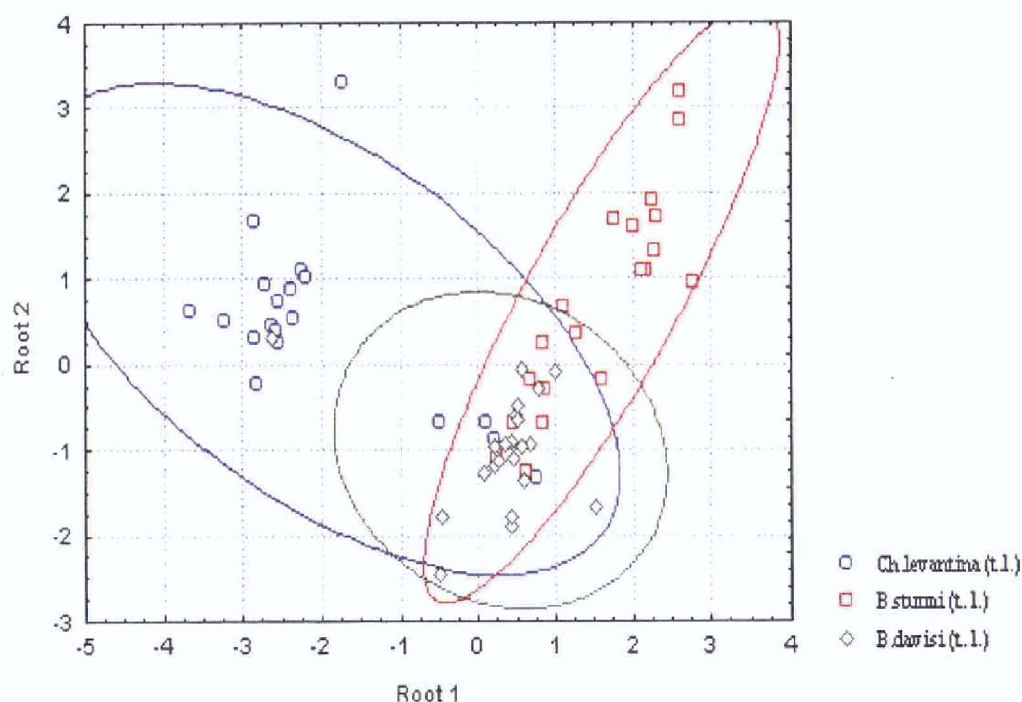


Fig. 31. Representación gráfica del resultado del análisis discriminante de las poblaciones tipo de *B. davisi*, *B. sturmi* y *C. levantina* tras el estudio de sus variables conculógicas. El intervalo de confianza de las elipses es del 95%.

ISLAMIA Radoman, 1973

ESPECIE TIPO: *Hydrobia valvaetiformis* Möellendorff, 1873.

DIAGNOSIS (ver Radoman, 1973 y Giusti y Pezzoli, 1984). La forma de la concha es muy variable: turritiforme, valvatiforme o planispiral. El número de vueltas de espira oscila entre 2,7 y 4,7. La microescultura de la protoconcha es suave o marcadamente punteada y está formada por depresiones circulares de lados cóncavos (ver Hershler y Ponder, 1998: 4). Sin embargo, la teleoconcha presenta unas líneas de crecimiento muy finas. La abertura es frontal, redondeada u oval y presenta un labio externo fino y recto sin ninguna sinuosidad. Generalmente, el labio interno también es estrecho aunque, en ocasiones, puede estar medianamente engrosado. El ombligo puede tener tamaños variados, desde formas muy abiertas hasta otras semicerradas. El opérculo es generalmente ovalado, delgado, córneo, paucispiral y presenta un núcleo interno por lo común en posición subcentral. El diente central de la rádula tiene casi siempre dos cúspides basales y en algunos casos (*I. globulus* e *I. ateni*) una sola. En relación a su anatomía, cabe destacar que el ctenidio está, generalmente, bien desarrollado. El osfradio es oval, de grosor intermedio y se encuentra situado en la cavidad paleal cerca del cuello. El sistema nervioso posee un conectivo supraesofágico mediano o largo y un subesofágico corto o inexistente. El esófago, cerca del quiasma formado por los conectivos subesofágicos, puede discurrir recto o formar un pliegue moderado. El estómago no posee ciego gástrico y la cámara posterior es, generalmente, de mayor tamaño que la anterior. El recto, en la cavidad paleal, forma un pliegue más o menos pronunciado. El sistema genital femenino se caracteriza por carecer de bursa copulatrix y presentar dos receptáculos seminales situados, por lo general, en posiciones opuestas del oviducto renal. Éste forma un giro completo muy cerrado que deja una estrecha luz. Las hembras de algunas especies presentan un nódulo nual en posición análoga a la del pene masculino. Respecto al sistema genital masculino, cabe destacar un pene, cilíndrico y grande, con un lóbulo bien desarrollado situado en posición media o subterminal.

INTRODUCCIÓN. En relación con los demás géneros de hidróbidos valvatoides de la península Ibérica, *Islamia* es el que está representado por un mayor número de especies y el que presenta un área de distribución más amplia. Esta gran diversidad específica se refleja en una mayor variabilidad en sus caracteres morfológicos, a pesar de lo cual todas ellas forman un grupo homogéneo que comparte un buen número de caracteres.

El reconocimiento de este género en la península Ibérica ha sido posible gracias al estudio detallado de un conjunto de especies que fueron descritas bajo la denominación de *Neohoratia*. Todas ellas se sitúan a lo largo del Sistema Bético



Fig. 32. Distribución geográfica del género *Islamia* en la península Ibérica.

(Andalucía occidental y oriental), varias provincias del este peninsular (Alicante, Valencia y Teruel), Extremadura (Cáceres) y el norte y noreste peninsular (Huesca, Lérida, Barcelona y Gerona) (Fig. 32). Para entender la confusión generada entre ambas denominaciones (*Neohoratia* e *Islamia*), es necesario revisar su historia y la de sus correspondientes especies.

El género *Neohoratia* tiene como especie tipo a *Valvata subpiscinalis* (Figs. 33A-E. Paratipos, IBCICL, N^o: 1862, leg. Dr. J. Bole). Este género se describe originalmente (Schütt, 1961), como un subgénero de *Horatia*, para diferenciar un grupo de ocho especies “encontradas en las lagunas de los Balcanes occidentales” y que no pueden ser clasificadas en el subgénero *Horatia* s. str. ni en *Hauffenia*. Los caracteres diferenciales con *H.* (*Hauffenia*) residen en “la espira más alta, el ombligo más estrecho, el mayor tamaño y por el rudimento de un ángulo romo en el margen superior del borde de la boca”. Los que le distinguen de *Horatia* s. str. son: “la abertura vertical, el ombligo abierto, el borde de la columela no plegado en la abertura, que toca sólo ligeramente la pared de la concha” (traducción del original en alemán). En este trabajo (Kuscer, 1932) no se incluye ningún dibujo o foto de la concha de ninguna especie de *Neohoratia*.

Posteriormente, Boeters (1988) incluye en *Neohoratia* a seis especies descritas en la península Ibérica —*N. globulus*, *N. ateni*, *N. (?) coronadoi*, *N. schuelei*, *N. (?) fezi* y *N.*

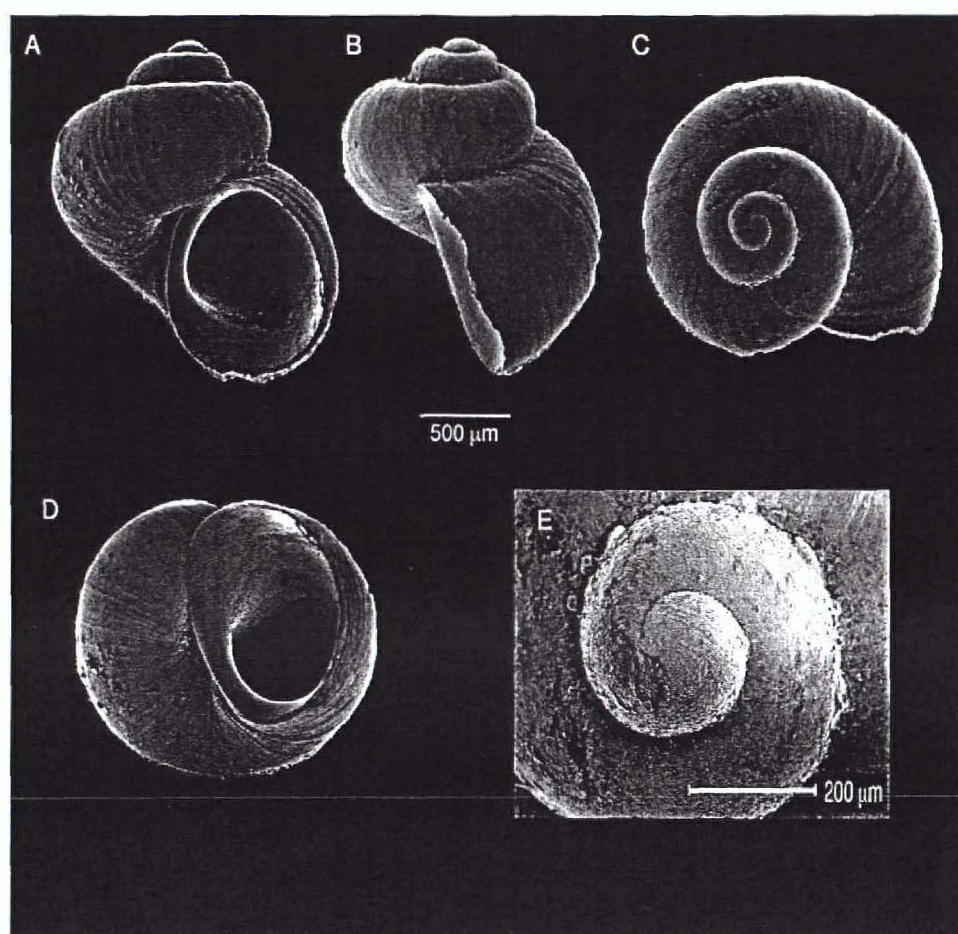


Fig. 33. Concha de *Valvata subpiscinalis* (paratipo N° 1862 IBCICL). A. Concha de frente. B. De perfil. C. Vista apical. D. Ombligo. E. Protoconcha.

(?) *gasulli*—, todas ellas relacionadas por compartir los rasgos siguientes: “concha alargada en forma oval, esférica o plana, con un extremo más o menos redondeado, sin estrías espirales; la abertura, vista lateralmente, no forma una Z; 5,5 vueltas de espira o menos; protoconcha no oblicua; 11 lamelas branquiales o menos; porción libre del oviducto de color blanco; pene sin varilla glandular y con forma de guante de boxeo, provisto de un apéndice glandular oval” (traducción del original en alemán). Sin embargo, la singularidad que define claramente a este género frente a los demás es el “estrangulamiento de la glándula complementaria de la hembra, asociado a la ausencia de bursa copulatrix y a dos receptáculos seminales” (Boeters, 1988). Según este autor, la subfamilia Horatiinae, a la que es adscrito este género, presenta un rasgo clave que le diferencia de las otras subfamilias de hidróbidos de la península Ibérica que se mencionan en este trabajo, consistente en poseer un ctenidio reducido con 11 o menos lamelas branquiales. Además, existen otros caracteres particulares, como la ausencia de ciego gástrico (frente a la subfamilia Hydrobiinae), la ausencia de estructura glandular en el pene (frente a la subfamilia Amnicolinae) y la posesión de un orificio junto al gonoporo (frente a la subfamilia Potamopyrginae).

El género *Islamia* se integra en origen en la subfamilia Islamiinae por poseer dos receptáculos seminales "al mismo nivel" y carecer de bursa. Los rasgos que lo caracterizan son los siguientes (Radoman, 1983): "concha valvatoide; abertura redondeada; ombligo amplio; dos cúspides basales en el diente central de la rádula; un conectivo pleuro-supraintestinal largo y uno pleuro-subintestinal corto, sin engrosamiento ganglionar en el lado del nervio pedal (corrección a Radoman, 1973); dos receptáculos seminales situados al mismo nivel en el oviducto; bursa copulatriz ausente" (traducción del original en inglés). Se han descrito varias especies cuyas diferencias giran en torno a la forma general de la concha y el pene. En la península Balcánica (Radoman, 1983): *Islamia valvaetiformis*, *I. servaini* (según Radoman, 1973, antes denominada *Horatia servaini*), *I. bosniaca*, *I. zermanica*, *I. latina*, *I. trichoniana*, *I. pseudorientalica*, *I. anatolica*, *I. bunarbas*. En Grecia se han citado tres especies: *I. graeca*, *I. trichoniana* e *I. bendidis*. En Italia son cuatro las especies descritas: *I. cianensis*, *I. gaiteri*, *I. pusilla* e *I. sarda*, una especie fósil del Plioceno inferior.

La naturaleza de los reservorios espermáticos presentes en el oviducto renal de las hembras de *Islamia* ha sido motivo de discusión, ya que esta estructura anatómica podría ser considerada como un segundo receptáculo seminal o como una bursa copulatriz. Algunos autores, como Bernasconi (1993), dudan sobre la naturaleza de uno de estos reservorios en los géneros *Islamia* y *Neohoratia*. Respecto a este último, Bernasconi defiende la existencia de una bursa anormalmente desarrollada ("pin-like") o sésil. En cambio, otros autores definen estos reservorios como dos receptáculos seminales, ya que "el denominado RS2 surge de la pared del oviducto en un punto bastante distante de la entrada del oviducto renal en glándula paleal" (Bodon y Giovanelli, 1994). Este punto correspondería, según estos autores, al del origen del RS2 en aquellos hidróbidos valvatoideos que poseen dos receptáculos y una bursa copulatriz. En realidad, cuando sólo existen dos receptáculos seminales, éstos se sitúan muy próximos entre sí, mientras que, por el contrario, la distancia que separa a la bursa y al receptáculo es mucho mayor.

Los escasos datos que se poseen sobre la anatomía de *Valvata subpiscinalis* parecen sugerir que el receptáculo anterior o distal podría ser, de hecho, una bursa copulatriz (Bole, 1993; Giusti, com. pers.). Para confirmar definitivamente este hecho sería necesario estudiar histológicamente su genitalia anterior femenina, tal y como se ha realizado con la especie ibérica más representativa de este género, *Islamia schuelei* (Figs. 34A-E). De esta manera, se ha podido ver que tanto en el RS1 como en el RS2 las cabezas de los espermatozoides se sitúan entre los cilios de las células del epitelio interno de los receptáculos, cualidad denominada "esperma orientado", que es característica del receptáculo seminal frente a la bursa copulatriz, la cual posee el esperma dispuesto de forma "no orientada". Además, se ha comprobado que el engrosamiento del oviducto renal que se observa a menudo en estas especies corresponde a un epitelio interno muy desarrollado y sinuoso que deja una estrecha luz

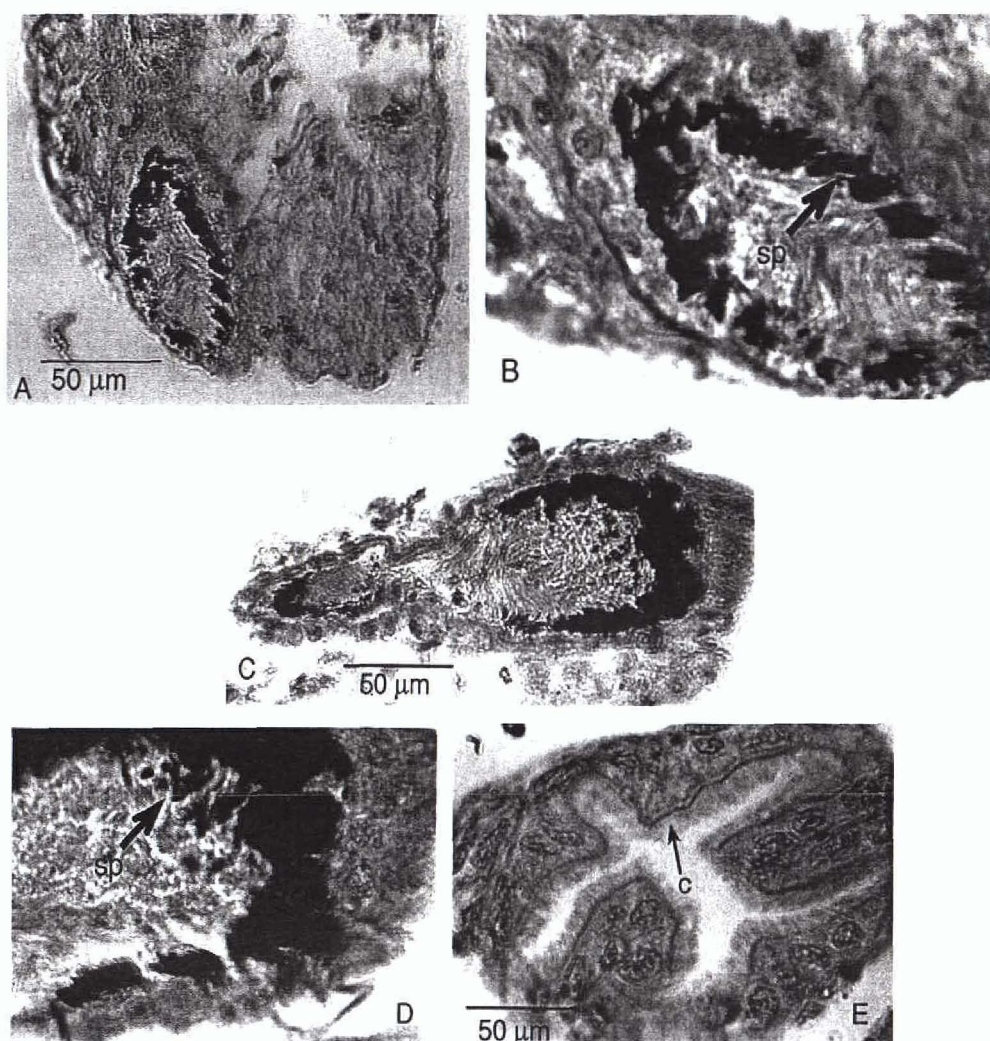


Fig. 34. Secciones histológicas de la genitalia femenina de *Islamia schueleii* de Benaoján, Málaga. A. RS2. B. Detalle de espermatozoides (sp). C. RS1. D. Detalle de espermatozoides (sp). E. Pliegues internos del oviducto renal donde se observan los cilios (c).

por donde se desplazan los espermatozoides (Fig. 34E) y que, tal y como ha sido demostrado en *Tarraconia gasulli* (Ramos *et al.*, 2000), probablemente haga las veces de una estructura auxiliar para almacenar esperma.

La identificación de las especies ibéricas asignadas previamente al género *Neohoratia* con las especies de género *Islamia* también ha sido confirmada gracias al estudio de un fragmento del gen ribosomal 16S de la especie italiana *I. cianensis* (Siracusa, Sicilia, Italia). Así, tras realizar los correspondientes análisis de las secuencias nucleotídicas (véase capítulo V) se ha podido ver que *I. cianensis* se incluye en el grupo monofilético que forman las especies de *Islamia* españolas.

Siguiendo el criterio anterior, estas especies han sido asignadas al género *Islamia*, lo que amplía notoriamente el número de especies pertenecientes a este género y su distribución, abarcando un buen número de países de la cuenca mediterránea. Así, *Islamia* ha sido citado en países como Turquía (localidad citada en Bodon *et al.*,

1995), la península Balcánica (Radoman, 1973, 1978), Austria (como *Hauffenia* —Pollonera, 1898—; Haase, 1992), Italia (Giusti y Pezzoli, 1981; Bodon *et al.*, 1995), Israel (Schütt, 1991; Bodon *et al.*, 1995), Grecia (Radoman, 1983), Francia (como *Hauffenia* —Pollonera, 1898—; Bernasconi, 1984) y España (como *Neohoratia* según Boeters, 1988). Su presencia en Israel es dudosa, ya que las especies que se asignan a este género, inicialmente adscritas al género *Mienisiella* (Schütt, 1991), poseen un pene significativamente distinto. Por otra parte, se ha ampliado la diagnosis del género *Islamia* aportando nuevos datos anatómicos a los caracteres anteriormente citados (Schütt, 1961; Radoman, 1973; Giusti y Pezzoli, 1984; Boeters, 1988). Se discuten además algunos de los caracteres clave definidos en este género y se describen nuevas especies en la península Ibérica.

Islamia schueleii (Boeters, 1981)

SINONIMIAS

Hauffenia (*Neohoratia*) *coronadoi schueleii* Boeters, 1981. *Arch. Molluskenkd.*, 111: 56 (concha y anatomía)

Hauffenia schueleii Boeters: Bernasconi, 1985. *Heldia*, 1(2): 65 (citado)

Neohoratia schueleii (Boeters, 1981) en Boeters, 1988. *Arch. Molluskenkd.*, 118(4/6): 217 (concha y anatomía)

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo. Holotipo: SMF 253578/1 (Figs. 35A-D, 36A), paratipos: SMF 253579/1, en el Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Holanda y en la colección Falkner, Würth-Hörlkofen, Alemania (Galera/Orce), BOE 222a y 223 (Galera/Orce), 308 y 308b (Vélez-Benaudalla), 548 (afluente del río Jiloca) and 549 (afluente del río Fardés).

Otras localidades. Las poblaciones de este especie que han sido colectadas y estudiadas en el presente trabajo proceden de las provincias de Cádiz, Cáceres, Almería, Granada y Málaga.

Algodonales, Cádiz, UTM: 30STF8584 (19/10/98) (E.R.); Robladillo de Gata, Cáceres, UTM: 29TQE0764 (E.R.); Manantial El Nacimiento, Turrillas, Almería, UTM: 30SWF657975, (15/10/1990; 10/10/1992) (D. M.; E. R.; D. M.); Fuente Los Minutos, Sierra Alhamilla, Turrillas, Almería, UTM: 30SWF6598 (10/10/1992) (D. M. y N. M., E. R.); Nacimiento del río Andarax y canal, Laujar de Andarax, Almería, UTM: 30SWF0994, (11/1/1992; 11/10/1992) (D. M. y N. M., E. R.; E. R.); Fuente del Agua, Lucainena de Las Torres, Almería, UTM: 30SWF7199, (10/10/1992) (E. R., D. M., E. R.); Vélez Blanco, Almería, UTM: 30SWG7972, (E. R.); Fuente Talama, Bayarcal, Almería, UTM: 30SWF0098, (14/5/1994) (D. M.); El Marchal de Antón López, Almería, UTM: 30SWF3383 (11/10/1992; 26/3/1998) (E. R., D. M.; B. A.); Nacimiento y balsa de Berchul, Félix, Sierra de Gador, Almería, UTM: 30SWF298813 (26/3/1998) (E.R.; B.A.); Manantial en Conchar, Granada, UTM: 30SVF477912, (25/9/1989) (E.R, D.M. y C.A.); Manantial Faldés, Sierra Harana Granada, UTM: 30SVG592308 (23/4/1992; 12/10/1992, 25/3/1998) (D.M.; E.R. y D.M.; B.A.); Manantial en Padul, Granada, UTM: 30SVF4497 (25/9/1989) (E.R, D.M. y C.A.); Fuente Los Caños, Graena, Granada, UTM: 30SVG810285 (27/9/1989) (E.R, D.M. y C.A.); Fuente Pilar del Mono, Durcal, Granada, UTM: 30SVF493951 (24/9/1989; 17/10/1989; 15/10/1990; 27/3/1998) (E.R.; J.T.; D.M.; B.A.); Fuente de La Gitana, La Peza, Granada, UTM: 30SVG703255 (25/3/1998) (B.A.); Fuente del Mal Nombre, Padul, Granada, UTM: 30SVF445963 (27/3/1998) (B.A.); Manantial en Gaucín, Málaga, UTM: 30STF9244 (22/11/1988; 15/4/1998) (E.R.; B.A.); Pared mojada en la carretera de Ardales a El Chorro, a 2 Km. de El Chorro, Málaga, UTM: 30SUF468824 (14/4/1998) (E.R.; B.A.); Cueva del Gato, Benaoján, Málaga, UTM: 30SVF003673 (24/4/1992; 15/4/1998) (D.M.; B.A.); Río Avellano, La Cimada, carretera de Setenil a Arriate, Málaga, UTM: 30SUF0976 (E.R.).



Otras localidades citadas por Boeters.

Las siguientes localidades son citadas por Boeters (1988). Hasta esta fecha sólo se conocía en las provincias de Granada y se dudaba de su existencia en Teruel ya que sólo de disponía de ejemplares juveniles.

Noroeste de Cortijo de Hume, norte de la carretera de Alhama de Granada a Agrón, Granada, UTM: VF29; Sureste de Padul, Granada, UTM: VF49; Conchar, Granada, UTM: VF49; Vélez-Benaudalla, fuente en la carretera de Motril a Granada, Granada, UTM: VF57; Arroyo en el río Dilar, G. UTM: VG04; Fuente del Herridero, cerca del Cerro de Huenes, Granada, UTM: VG04; Arroyo de Huenes, Granada, UTM: VG04; 1,5 km al este-sureste de la Fuente del Hervidero (cerca del Cerro de Huenes), Granada, UTM: VG04; Al norte de la Fuente de la Argumosa y del Cortijo de S. Antonio, más abajo del camino de Güejar-Sierra a la presa de Ouentar, Granada, UTM: VG16; 2 km al este de Caparacena, sureste del recodo del río Cubillas, Granada, UTM: VG23; En el camino del pantano de Cubillas a Caparacena, Granada, UTM: VG23; A 1,5 km al suroeste del centro de la población de Pinos-Puente y a 0,8 km al norte de Alitaje, Granada, UTM: VG23; Aguas subterráneas de un afluente del río Fardes, entre Granada y Guadix, Granada, UTM: VG72; dos fuentes entre Galera y Orce, Granada, UTM: WG47 (localidad tipo); Aguas subterráneas de un afluente del río Jiloca, más arriba de Camínreal, Teruel, UTM: XL42 (población dudosa).

LOCALIDAD TIPO. Al oeste de dos fuentes entre Galera y Orce, Granada (Boeters, 1981).

ETIMOLOGÍA. Nombrada *Hauffenia (Islamia) coronadoi schuelei* en honor al profesor Wilhem Schüle de Friburgo, el cual excavó en la colonia de la Edad de Bronce en el cerro de la Virgen, lo que condujo al descubrimiento de esta especie. Esta especie fue recolectada en 1963 por Ulrich Wirth (Bonn), en 1967 por Gerhard Falkner (Munich) y en 1972 por Claude Bou (Moulis, Albi). Las descripciones originales de Boeters (1981) proceden del estudio del material del Dr. Falkner.

DIAGNOSIS

Concha (Tabla 37). La forma de la concha es muy variable en el conjunto de las poblaciones de esta especie y, aunque son generalmente de tipo planispiral, encontramos modelos diferentes. Dentro de las formas planispirales hay conchas con la abertura frontal, muy grande y redondeada (Figs. 35E, H); otras tienen, también la abertura redondeada pero orientada hacia el ombligo (Figs. 35F-G); un tercer tipo lo constituyen aquellas conchas más estilizadas, de tipo troquíforme, que tienen un ombligo amplio y una abertura redondeada-ovalada (Fig. 35I). El número de vueltas de espira oscila entre 3 y 3,5 (Fig. 35O). La última de ellas, de anchura variable dependiendo de la forma de la concha, se ensancha notoriamente hacia la abertura. La protoconcha, que tiene la microescultura característica de este grupo de especies (Figs. 36A-C), mide 1,5 vueltas de espira aproximadamente y su núcleo tiene un diámetro alrededor de 110-126 μm . El labio externo de la abertura es fino y el interno puede estar en mayor o menor medida replegado hacia el ombligo. Éste es de gran tamaño y tiene un diámetro máximo estimado de entre 224-365 μm (Figs. 35C, L-N). De perfil, la abertura es recta (Figs. 35B, J, K).

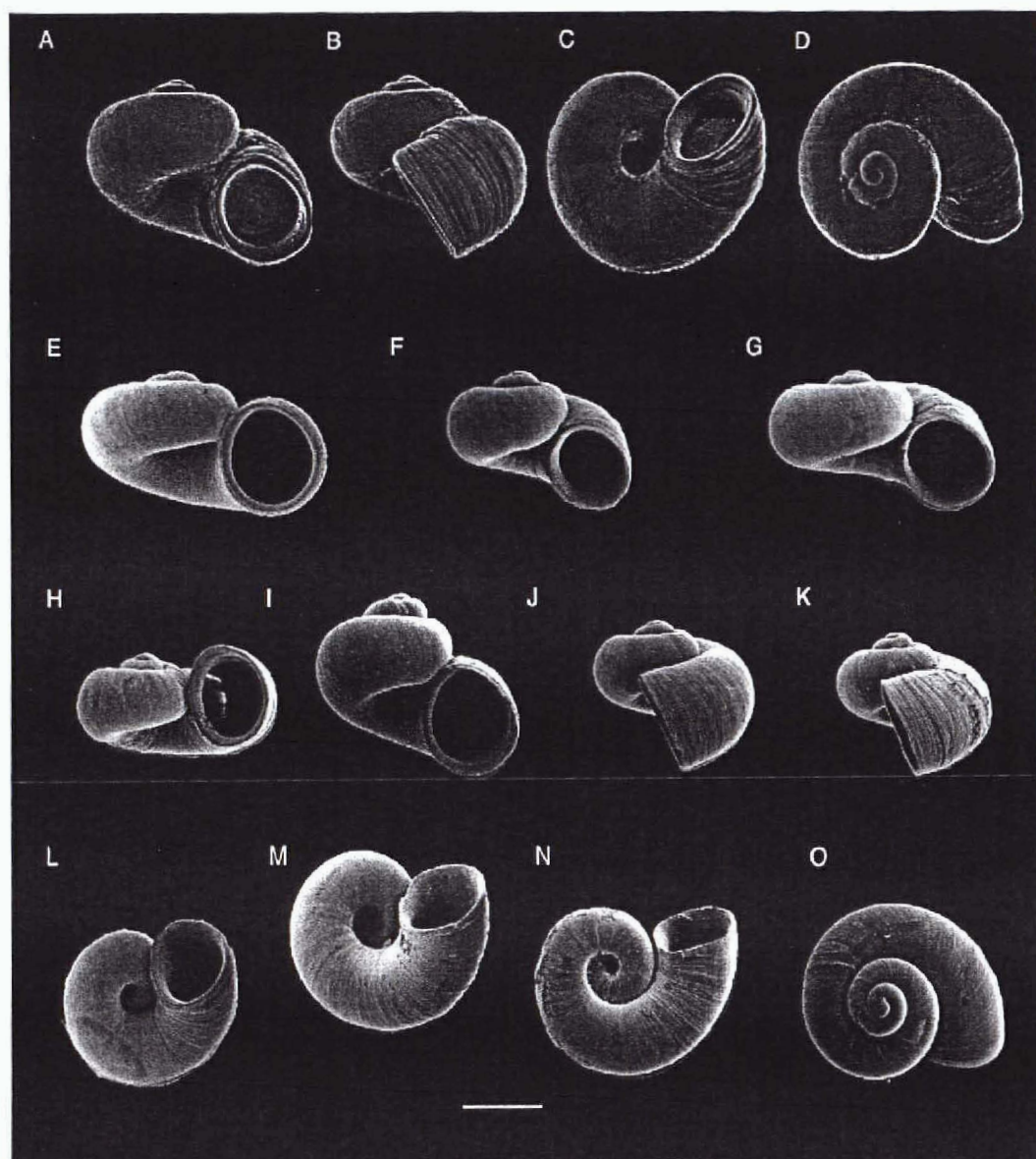


Fig. 35. Conchas de *Islamia schuelei*. A-D. Holotipo (SMF: 253578/1). E. Concha procedente de la Fuente del Mal Nombre, Padul (Granada). F, J, L, O. Conchas procedentes de Gaucín (Málaga). G, M. Conchas procedentes de Fuente Talamá, Bayarcal, Almería. H, K, N Conchas procedentes de la Fuente Los Minutos, Turrillas, Almería. I. Concha procedente de Benaolán, Málaga. A, E-J. Conchas de frente. B, J, K. Conchas de perfil. C, L-N. Ombligo. D, O. Vista apical. Escala: 500 μ m.

En este gran conjunto de poblaciones encontramos conchas que, en estado natural, presentan una gran cantidad de deposiciones de naturaleza inorgánica y diatomeas y otras poblaciones con las conchas “muy limpias” y transparentes. El color del periostraco, como en el resto de las especies, es amarillento.

Opérculo (Tabla 38). La zona central del opérculo es anaranjada. Su forma es redondeada y tiene el núcleo grande y también redondo situado en posición central (Fig. 36D). La forma de la impresión muscular en la cara interna del opérculo es redondeada (Fig. 36E).

Tabla 37. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Turrillas (El Nacimiento), Almería; 2- Turrillas (Fte. Los Minutos), Almería; 3- Padul, Granada; 4- El Chorro, Málaga; 5- Benoján, Málaga.

	Total	1	2	3	4	5
	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 98)	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 15)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín) (n= 29)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín) (n= 10)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín) (n= 17)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín) (n= 27)
SL	0,79 ± 0,12; 0,15 (1,13-0,57)	0,75 ± 0,05; 0,07 (0,85-0,68)	0,80 ± 0,06; 0,07 (0,94-0,65)	0,68 ± 0,04; 0,07 (0,74-0,57)	0,68 ± 0,05; 0,08 (0,80-0,57)	0,92 ± 0,10; 0,11 (1,13-0,75)
SW	1,23 ± 0,12; 0,10 (1,54-0,97)	1,21 ± 0,08; 0,07 (1,35-1,10)	1,27 ± 0,08; 0,06 (1,42-1,01)	1,09 ± 0,07; 0,06 (1,18-0,97)	1,13 ± 0,08; 0,07 (1,27-1,04)	1,32 ± 0,09; 0,07 (1,54-1,17)
SL/SW	0,64 ± 0,07; 0,10 (0,87-0,52)	0,62 ± 0,06; 0,09 (0,73-0,51)	0,62 ± 0,05; 0,08 (0,73-0,53)	0,62 ± 0,03; 0,06 (0,70-0,57)	0,59 ± 0,04; 0,07 (0,68-0,52)	0,70 ± 0,07; 0,10 (0,87-0,58)
AH	0,61 ± 0,08; 0,12 (0,83-0,47)	0,65 ± 0,09; 0,14 (0,82-0,55)	0,62 ± 0,04; 0,07 (0,82-0,55)	0,52 ± 0,02; 0,04 (0,57-0,50)	0,53 ± 0,04; 0,07 (0,60-0,47)	0,67 ± 0,04; 0,06 (0,74-0,58)
LBW	0,68 ± 0,13; 0,18 (0,98-0,36)	0,65 ± 0,04; 0,07 (0,75-0,57)	0,71 ± 0,05; 0,07 (0,81-0,60)	0,43 ± 0,04; 0,10 (0,48-0,35)	0,60 ± 0,05; 0,09 (0,71-0,50)	0,79 ± 0,10; 0,13 (0,98-0,63)
WBW	0,80 ± 0,10; 0,12 (1,33-0,61)	0,81 ± 0,07; 0,08 (0,92-0,70)	0,82 ± 0,05; 0,06 (0,91-0,68)	0,69 ± 0,04; 0,06 (0,77-0,61)	0,72 ± 0,05; 0,08 (0,85-0,62)	0,88 ± 0,11; 0,12 (1,33-0,75)
AmL	0,54 ± 0,05; 0,10 (0,67-0,43)	0,52 ± 0,03; 0,07 (0,60-0,46)	0,54 ± 0,03; 0,06 (0,91-0,68)	0,49 ± 0,03; 0,07 (0,55-0,42)	0,49 ± 0,04; 0,09 (0,61-0,44)	0,58 ± 0,05; 0,08 (0,67-0,52)
AmW	0,53 ± 0,06; 0,11 (0,69-0,25)	0,50 ± 0,07; 0,15 (0,60-0,25)	0,53 ± 0,02; 0,05 (0,60-0,44)	0,48 ± 0,02; 0,04 (0,52-0,45)	0,49 ± 0,04; 0,09 (0,61-0,44)	0,58 ± 0,04; 0,07 (0,69-0,52)
WPW	0,33 ± 0,06; 0,18 (0,47-0,19)	0,33 ± 0,03; 0,10 (0,40-0,28)	0,33 ± 0,04; 0,13 (0,40-0,24)	0,27 ± 0,03; 0,12 (0,32-0,21)	0,27 ± 0,04; 0,17 (0,34-0,18)	0,38 ± 0,04; 0,10 (0,47-0,32)
WAW	0,13 ± 0,03; 0,22 (0,21-0,07)	0,12 ± 0,02; 0,19 (0,10-0,08)	0,14 ± 0,02; 0,18 (0,18-0,08)	0,12 ± 0,01; 0,15 (0,14-0,10)	0,09 ± 0,01; 0,15 (0,12-0,07)	0,15 ± 0,02; 0,15 (0,21-0,11)
NSW	3,16 ± 0,18; 0,06 (3,50-3,00)	3,22 ± 0,19; 0,06 (3,50-3,00)	3,13 ± 0,14; 0,04 (3,50-3,00)	3,00 ± 0,00; 0,00 (3,00-3,00)	3,02 ± 0,08; 0,02 (3,25-3,00)	3,28 ± 0,21; 0,06 (3,50-3,00)

Tabla 38. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de: 1- Gau-
cín, Málaga; 2- El Chorro, Málaga; 3- La Cimada, Málaga.

	1	2	3
	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 5)	Media ± S.D;C.V (Máx-Mín) (n= 5)	Media ± S.D;C.V (Máx-Mín) (n= 3)
OL	0,59 ± 0,12; 0,21 (0,78-0,46)	0,46 ± 0,04; 0,09 (0,53-0,41)	0,55 ± 0,02; 0,04 (0,58-0,53)
OW	0,47 ± 0,07; 0,16 (0,60-0,40)	0,39 ± 0,03; 0,08 (0,43-0,35)	0,48 ± 0,04; 0,07 (0,52-0,46)
OLWL	0,21 ± 0,10; 0,47 (0,36-0,11)		0,15 ± 0,00; 0,02 (0,15-0,15)
OLWW	0,15 ± 0,06; 0,42 (0,26-0,09)		0,15 ± 0,01; 0,08 (0,17-0,14)
NL	0,24 ± 0,04; 0,16 (0,27-0,17)		0,30 ± 0,04; 0,15 (0,34-0,25)
NW	0,31 ± 0,01; 0,05 (0,34-0,29)		0,29 ± 0,01; 0,04 (0,29-0,28)
OL/OW	1,23 ± 0,10; 0,08 (1,38-1,11)	1,18 ± 0,04; 0,03 (1,21-1,13)	1,15 ± 0,04; 0,03 (1,19-1,11)

Cabeza-pie. La cabeza presenta un mismo modelo de pigmentación pero con dos variantes que residen, fundamentalmente, en la intensidad de la coloración. Los ten-
táculos presentan unas franjas oscuras desde su zona media hasta la base de los

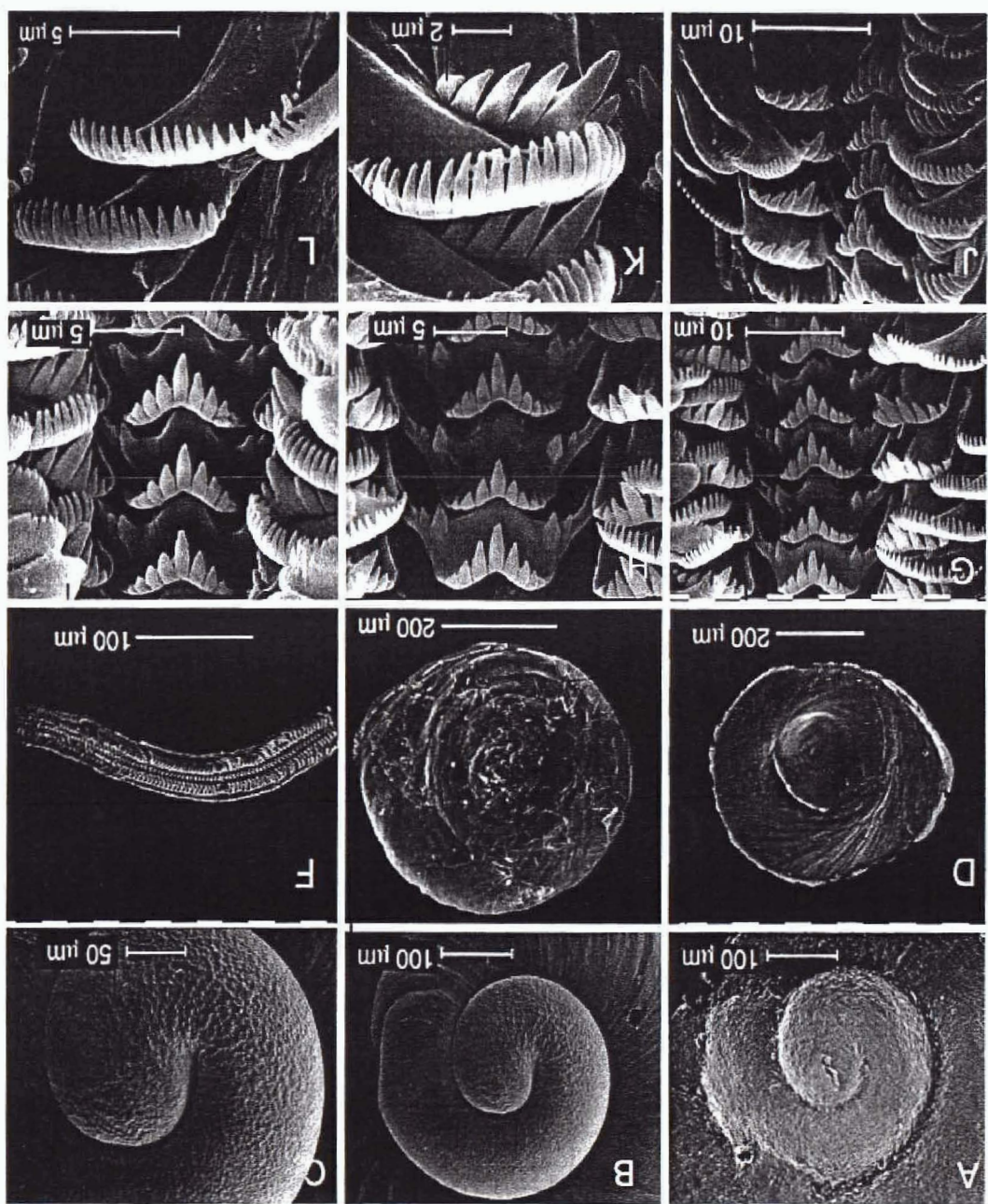


Fig. 36. Protoconcha, operculum y rádula de *Islamia schueltzi*. A. Holotipo (SMF: 253578/1). B, C. Concha procedentes de Gaucín (Málaga). D. Cara externa del operculo de la población de La Cima. E. Cara interna del operculo de la población de Gaucín (Málaga). F. Rádula completa de la población de Padul. G, H y L. Rádulas procedentes del Marchal de Anión López (Almería). I, K. Rádulas procedentes de Gaucín (Málaga). J. Rádula procedente de La Cima. F. Filas transversales de dientes. G, H. Diente central. I, J. Dientes laterales, marginal interno y externo.

lobulos oculares (Fig. 37E). El extremo distal de los tentáculos está siempre despi-
gmentado. Detrás de los ojos hay una serie de gránulos de color blanco brillante. El
morto siempre está despi-
gmentado y se puede observar por transparencia el ana-
ranjado bulbo bucal. Por otro lado, los ejemplares de la población de Vélez-Blanco
(Almería), presenta, por lo general, una pigmentación mucho más intensa y profusa
sin manchas dispersas, sino con zonas homogéneamente coloreadas.

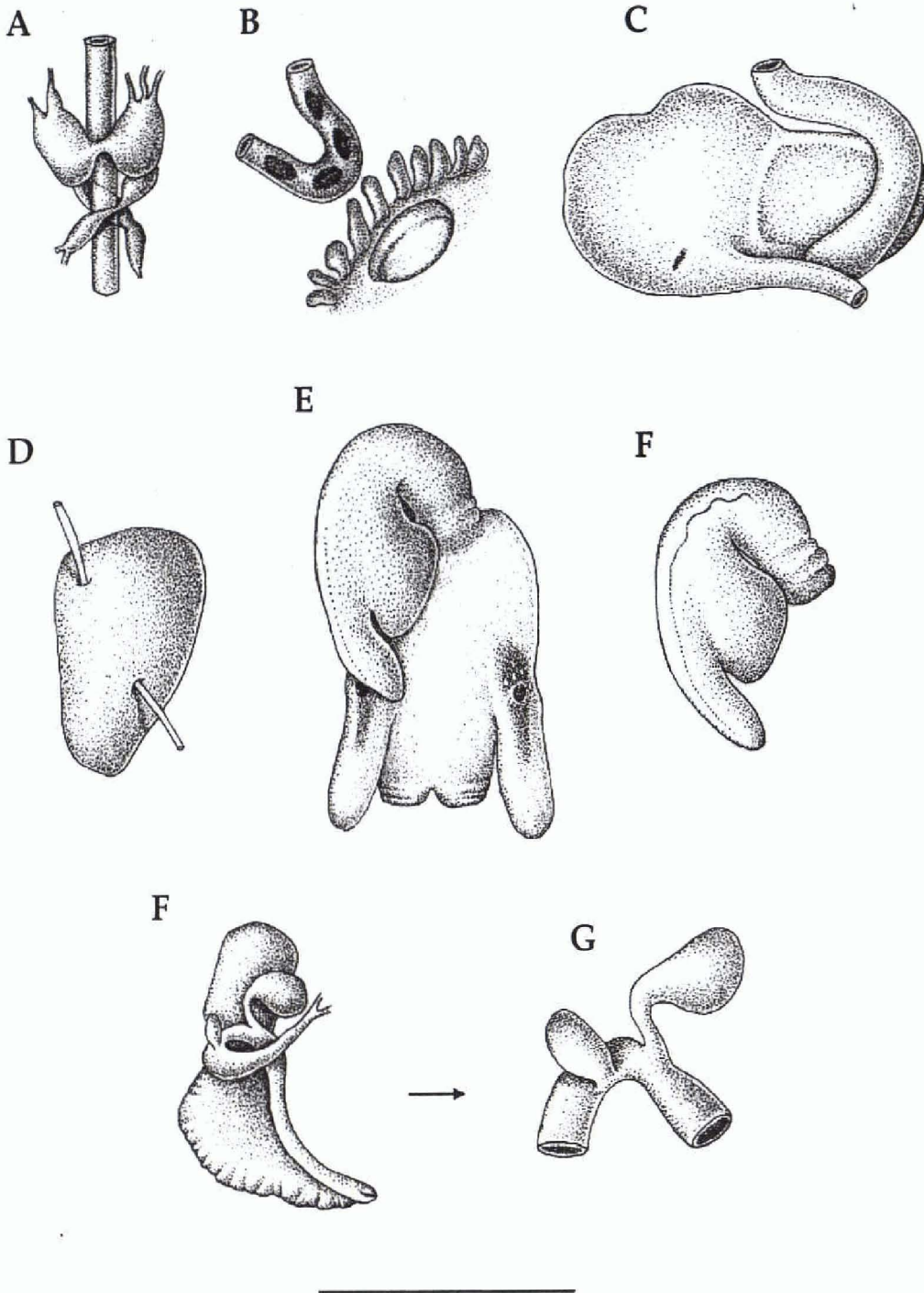


Fig. 37. Anatomía de *Islamia schuelei*. A. Sistema nervioso parcial. B. Cavity paleal con ctenidio, osfradio y recto. C. Sistema digestivo anterior. D. Próstata. E. Cabeza de macho y pene. F. Detalle del pene. G. Sistema genital anterior femenino completo y (H) detalle de los receptáculos seminales. Escala: 500 μ m.

Otras zonas con abundantes puntos de color negro son la región lateral de la cabeza y la planta del pie. Cuando el animal está vivo se observan en el cuello, al asomar la cabeza, múltiples puntos de color blanco.

Sistema nervioso. El sistema nervioso es el típico de la familia Hydrobiidae. En esta especie, el esófago no forma ningún lazo a la altura del conectivo cerebroideo (Fig.

37A). Los ganglios cerebrales tienen un tamaño muy similar entre sí. El conectivo supraesofágico es de tamaño mediano y el subesofágico es indistinguible. Los ejemplares de la población de Turrillas (Almería) presenta un sistema nervioso más estilizado que el estudiado en los de Benaoján (Málaga), aunque ambos responden a un modelo general que consiste esencialmente en la ausencia de un conectivo subesofágico, de forma que los ganglios pleural izquierdo y subesofágico se encuentran fusionados y en que los ganglios pleurales de ambos lados son de longitud similar siendo el izquierdo más voluminoso. Los ganglios son más grandes en los individuos estudiados de la población de Benaoján. Por el contrario, el conectivo supraesofágico es más corto que el de los de Turrillas. Las medidas de estos ganglios y estructuras anejas son las siguientes:

Turrillas: longitud del ganglio cerebral: 0,17 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,06; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,06 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,06 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,04 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,08 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,44.

Benaoján (Fig. 37A): longitud del ganglio cerebral: 0,13 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,09; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,10 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,07 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,07 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,05 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,24.

Pigmentación externa del manto. Es un carácter variable en esta especie. Así, puede ser de color claro en la zona posterior del cuerpo y ligeramente más oscuro en la anterior en los ejemplares de las poblaciones de La Cimada y Gaucín. Otras veces la coloración es uniformemente oscura, tal y como sucede en los individuos de las poblaciones de Turrillas, Laujar de Andarax, Vélez-Blanco, Padul y El Chorro. En los de la población de Lucainena de las Torres hay toda una gradación en la pigmentación del manto: encontramos desde ejemplares con una tenue pigmentación hasta otros con el epitelio intensamente oscuro.

Cavidad paleal (Tabla 39). El ctenidio está bien desarrollado y ocupa prácticamente la longitud total de la cavidad paleal (Fig. 37B). Presenta entre 8 y 13 lamelas bien desarrolladas. El osfradio ocupa una posición central respecto al ctenidio, es de tamaño intermedio, su longitud es poco más del doble que su anchura y mide menos de 1/3 de la cavidad paleal.

Sistema digestivo (Tabla 40). En la cavidad paleal, el recto está fuertemente arqueado en forma de U de manera que, en ocasiones, sus dos asas llegan a ponerse en contacto (Fig. 37B). El ano, generalmente, termina a una cierta distancia del borde del

Tabla 39. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Turrillas (El Nacimiento), Almería; 2- El Laujar de Andarax, Almería; 3- La Cimada, Málaga; 4- Padul, Granada; 5- El Marchal, Almería; 6- Lucainena de Las Torres, Almería; 7- Gaucín, Málaga.

	Total						
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 22)	1 Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 8)	2 Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	3 Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	4 Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 2)	5 Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 4)	7 Media (n= 1)
Os L	0,20 ± 0,04; 0,20 (0,27-0,13)	0,17 ± 0,02; 0,13 (0,19-0,13)	0,23 ± 0,03; 0,11 (0,25-0,20)	0,24 ± 0,01; 0,05 (0,26-0,23)	0,16 ± 0,02; 0,14 (0,17-0,14)	0,22 ± 0,03; 0,14 (0,27-0,20)	0,16
Os W	0,09 ± 0,02; 0,23 (0,14-0,06)	0,08 ± 0,01; 0,09 (0,10-0,07)	0,10 ± 0,02; 0,16 (0,11-0,09)	0,11 ± 0,04; 0,38 (0,14-0,06)	0,08 ± 0,02; 0,28 (0,09-0,06)	0,10 ± 0,03; 0,30 (0,13-0,06)	0,09

Tabla 40. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1- Turrillas (El Nacimiento), Almería; 2- La Cimada, Málaga; 3- Gaucín, Málaga; 4- El Laujar de Andarax, Almería; 5- Padul, Granada; 6- El Marchal, Almería.

	Total					
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 15)	1 Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 3)	2 Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 4)	3 Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	4 Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	6 Media (n= 1)
Ss L	0,29 ± 0,15; 0,52 (0,86-0,17)	0,26 ± 0,02; 0,08 (0,28-0,23)	0,30 ± 0,02; 0,07 (0,33-0,29)	0,21 ± 0,02; 0,11 (0,22-0,19)	0,26 ± 0,01; 0,05 (0,28-0,25)	0,26
Ss W	0,20 ± 0,04; 0,18 (0,27-0,15)	0,19 ± 0,02; 0,14 (0,22-0,17)	0,24 ± 0,04; 0,15 (0,27-0,19)	0,17 ± 0,03; 0,18 (0,19-0,15)	0,21 ± 0,02; 0,08 (0,22-0,19)	0,20
St L	0,35 ± 0,06; 0,17 (0,45-0,24)	0,35 ± 0,02; 0,07 (0,37-0,32)	0,41 ± 0,03; 0,07 (0,45-0,38)	0,26 ± 0,02; 0,09 (0,28-0,24)	0,36 ± 0,04; 0,11 (0,39-0,32)	0,32
St W	0,32 ± 0,06; 0,19 (0,44-0,25)	0,26 ± 0,01; 0,04 (0,27-0,25)	0,39 ± 0,05; 0,12 (0,44-0,34)	0,29 ± 0,04; 0,13 (0,32-0,27)	0,33 ± 0,01; 0,04 (0,34-0,32)	0,33

manto, salvo en los ejemplares de las poblaciones de Almería en las cuales se sitúa muy próximo al borde. El saco del estilo o bien sobresale muy ligeramente (Fig. 37C) o bien no sobresale anteriormente del lazo que forma el intestino. Las cámaras anterior y posterior del estómago son, por lo común, de tamaño similar aunque en ocasiones, como sucede en los individuos de algunas poblaciones de Almería, la cámara anterior es de mayor tamaño.

La rádula (Tabla 41) es típicamente taenioglosa, larga (0,4%) (Fig. 36F) y su diente central trapezoidal posee un par de cúspides basales a cada lado cuyos ápices bien apuntan hacia el margen lateral, bien se disponen verticalmente (Figs. 36G-I). La distancia entre las cúspides internas es de 7-8 μ m. La lengua basal de este diente tiene una estrecha forma de V. Su margen superior es ligeramente cóncavo. El dentículo central es muy largo y afilado y a ambos lados del mismo encontramos frecuentemente cuatro largos y afilados dentículos, aunque este número varía entre tres y cinco. Como en las demás especies de este grupo, la cara del diente lateral es rectangular (Figs. 36J-K). Los dentículos del diente marginal interno son mayores que los del externo (Fig. 36L).

Tabla 41. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de Benaoján, Málaga.

Fórmula diente central	4-(3,5)+C+4(3)/2-2
W diente central	~ 8 μ m
Fórmula diente lateral izdo.	4-5-C-03
Fórmula diente marginal interno	\geq 22 cúspides
Fórmula diente marginal externo	\geq 10 cúspides
L. de la rádula	~ 351 μ m
W. de la rádula	~ 46 μ m
Nº de filas	~ 85

Sistema genital masculino (Tabla 42). La próstata presenta la típica forma arriñonada que caracteriza a este grupo (Fig. 37D) y, en posición natural, queda parcialmente oculta por el recto aunque posterior al lazo que éste forma en la cavidad paleal. Es casi dos veces más larga que ancha y aproximadamente 3/4 de la misma se sitúan en el interior de la cavidad paleal. El pene posee un lóbulo grande próximo al ápice (Figs. 37E-F). Generalmente está despigmentado o presenta una pigmentación muy tenue en la base. En los individuos de las poblaciones de Almería el pene con frecuencia presenta por encima del lóbulo una suave coloración pardo-anaranjada con puntos negros dispersos. El ápice es redondeado. El conducto peneal discurre en el lado convexo del pene, ondula ligeramente en la base y discurre recto hasta el ápice del mismo. La base no está significativamente ensanchada respecto al resto del pene. El valor medio de la relación entre la longitud del pene y de la cabeza es aproximadamente uno. La diferencia entre los valores máximos y mínimos de la longitud del

pene que se muestran en las siguientes tablas corresponden al diferente estado de fijación de los ejemplares y no responden a diferencias de tamaño real, tal y como se ha observado sobre ejemplares vivos.

Sistema genital femenino (Tabla 43). En posición natural, el oviducto renal forma un círculo muy cerrado apoyado sobre el oviducto paleal (Fig. 37G). Este género se caracteriza por la ausencia de bursa copulatrix y la presencia de dos receptáculos seminales. El RS1 es más grande que el RS2 y tiene una forma piriforme y pedunculada, mientras que el RS2 es, generalmente, más redondeado y sesil (Figs. 37G-H). Ambos receptáculos se sitúan muy próximos entre sí sobre el oviducto pero tienen su origen en puntos opuestos de su sección. Se encuentra una gran variación en el tamaño del RS1 en las hembras aparentemente maduras de una misma población. Como generalización, se puede afirmar que el tamaño del RS1 es mayor en las hembras de las poblaciones de la provincia de Almería que en las de Málaga y Granada.

El oviducto paleal está bien desarrollado y puede o no presentar un estrechamiento más o menos acusado entre la cápsula glandular y la glándula del albumen (Fig. 37G). Las poblaciones cuyos ejemplares no presentan, de forma general, este rasgo son las de Almería y La Cima (Málaga). Otros individuos que sí presentan este rasgo son los de Gaucín, El Chorro (Ardales) y Padul. La cápsula glandular es de color amarillento opaco mientras que la glándula del albumen es más bien de color blanquecino transparente. La primera es mayor que la glándula segunda y constituye más de la mitad de la longitud del oviducto paleal. Aproximadamente 3/8 del oviducto paleal están incluidos dentro de la cavidad paleal, lo que supone alrededor de la mitad de la cápsula glandular.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie se puede encontrar en piedras, tejas, ramas y hojas sumergidas, adherida a la pared de las fuentes y entre los rizomas de las plantas acuáticas. *Islamia schuelei* presenta una distribución geográfica de mayor amplitud que las otras especies pertenecientes a este grupo. Se encuentra en las provincias de Cádiz, Almería, Granada, Málaga y Cáceres. Esta última población se encuentra aislada en un extremo del área de distribución de esta especie y, por tanto, es muy posible que existan poblaciones intermedias desconocidas.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium personatum*, *P. subtruncatum*, *Physa acuta*, *Lymnaea peregra*, *L. truncatula*, *Ancylus fluviatilis*, *Succinea* sp., *Melanopsis* sp., *Theodoxus* sp., *Bythinia leachi*, *Mercuria* sp., *Gyraulus* sp., *Potamopyrgus antipodarum*, *Pseudamnicola* (*Corrosella*) *falkneri*, *Pseudokerkia morenoi*, *Boetersiella sturmi*, *B. davisi* y *Chondrobasis levantina*.

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS. Tomadas en el manantial de Padul (25/9/89): temperatura: 19°C; pH: 7,4; oxígeno disuelto: 5,7 ppm; conductividad: 475

Tabla 43. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- El Marchal, Almería; 2- Turrillas (El Nacimiento), Almería; 3- La Cima, Málaga; 4- Gaucín, Málaga; 5- El Laujar de Andarax, Almería; 6- Robladillo de Gata, Cáceres; 7- Lucainena de Las Torres, Almería; 8- Padul, G.; 9- Félix, Sierra De Gador, Almería; 10- Vélez-Blanco, Almería; 11- La Peza, Granada; 12- El Chorro, Málaga.

	Total												
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
		Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Op L	0,65 ± 0,14; 0,21 (0,89-0,45) (n= 25)	0,72 ± 0,15; 0,21 (0,87-0,56) (n= 3)	0,56 ± 0,13; 0,23 (0,78-0,45) (n= 6)	0,87 ± 0,02; 0,03 (0,88-0,85) (n= 2)	0,76 ± 0,14; 0,19 (0,89-0,61) (n= 3)	0,63 ± 0,11; 0,18 (0,80-0,56) (n= 4)	0,56	0,60	0,51	0,53	0,74	0,70	0,61
Op W	0,27 ± 0,05; 0,17 (0,37-0,21) (n= 25)	0,29 ± 0,04; 0,15 (0,33-0,24) (n= 3)	0,26 ± 0,04; 0,15 (0,31-0,21) (n= 6)	0,30 ± 0,02; 0,07 (0,32-0,29) (n= 2)	0,32 ± 0,08; 0,24 (0,38-0,23) (n= 3)	0,27 ± 0,02; 0,08 (0,30-0,24) (n= 4)	0,21	0,21	0,21	0,21	0,28	0,24	0,23
G.a. L	0,27 ± 0,06; 0,22 (0,38-0,16) (n= 19)	0,28 ± 0,07; 0,25 (0,35-0,21) (n= 3)	0,21 ± 0,06; 0,31 (0,28-0,16) (n= 3)	0,34 (n= 1)	0,28 ± 0,07; 0,25 (0,33-0,20) (n= 3)	0,31 ± 0,07; 0,22 (0,38-0,25) (n= 3)	0,27	0,22	0,22	0,22	0,31	0,25	0,29
C.g. L	0,39 ± 0,12; 0,30 (0,66-0,27) (n= 19)	0,43 ± 0,20; 0,46 (0,66-0,27) (n= 3)	0,40 ± 0,10; 0,26 (0,49-0,28) (n= 3)	0,55 (n= 1)	0,44 ± 0,13; 0,30 (0,58-0,31) (n= 3)	0,34 ± 0,07; 0,21 (0,41-0,28) (n= 3)	0,32	0,28	0,28	0,30	0,43	0,44	0,32
RS1 L	0,12 ± 0,03; 0,22 (0,18-0,09) (n= 24)	0,11 ± 0,02; 0,18 (0,12-0,09) (n= 3)	0,13 ± 0,02; 0,17 (0,16-0,12) (n= 6)	0,16 ± 0,01; 0,03 (0,16-0,15) (n= 3)	0,11 ± 0,00; 0,03 (0,11-0,11) (n= 2)	0,10 ± 0,02; 0,23 (0,13-0,09) (n= 3)	0,11	0,09	0,11	0,10	0,11	0,18	0,11
RS1 W	0,10 ± 0,03; 0,32 (0,15-0,05) (n= 22)	0,08 ± 0,02; 0,25 (0,11-0,06) (n= 3)	0,11 ± 0,02; 0,21 (0,15-0,09) (n= 6)	0,14 ± 0,01; 0,04 (0,15-0,14) (n= 3)	0,08 ± 0,05; 0,63 (0,12-0,05) (n= 2)	0,07 ± 0,01; 0,10 (0,07-0,06) (n= 3)	0,09	0,09	0,09	0,07	0,07	0,07	0,06
dRS1 L	0,05 ± 0,02; 0,44 (0,11-0,00) (n= 21)	0,04 ± 0,04; 0,88 (0,07-0,00) (n= 3)	0,06 ± 0,02; 0,32 (0,09-0,03) (n= 6)	0,06 ± 0,01; 0,11 (0,06-0,05) (n= 3)	0,08 ± 0,05; 0,64 (0,11-0,04) (n= 2)	0,04 ± 0,02; 0,38 (0,06-0,03) (n= 3)	0,03	0,05	0,05	0,03	0,03	0,04	0,04
RS2 L	0,05 ± 0,02; 0,36 (0,09-0,01) (n= 22)	0,04 ± 0,01; 0,26 (0,04-0,03) (n= 2)	0,04 ± 0,02; 0,46 (0,06-0,01) (n= 6)	0,07 ± 0,01; 0,20 (0,09-0,06) (n= 3)	0,10 ± 0,05; 0,49 (0,14-0,07) (n= 2)	0,06 ± 0,01; 0,22 (0,07-0,05) (n= 3)	0,06	0,06	0,06	0,04	0,03	0,04	0,03
RS2 W	0,05 ± 0,02; 0,43 (0,11-0,02) (n= 21)	0,08 ± 0,03; 0,36 (0,11-0,06) (n= 2)	0,05 ± 0,02; 0,32 (0,07-0,04) (n= 6)	0,08 ± 0,02; 0,26 (0,09-0,05) (n= 3)	0,05 ± 0,00; 0,05 (0,05-0,04) (n= 2)	0,04 ± 0,01; 0,27 (0,05-0,03) (n= 3)	0,04	0,03	0,03	0,02	0,03	0,03	0,03

μs (a 25°C), 520 μs (a 19°C); calcio: 66 mg/l; dureza de carbonatos: 13,7°dh; alcalinidad: 5,1 mval/l; dureza total: 17°dh

OBSERVACIONES. Esta especie fue inicialmente incluida en el género *Hauffenia* por la forma de la concha y de la genitalia anterior femenina. El holotipo de esta especie (Figs. 35A-D, 36A; Boeters, 1981: fig. 3), corresponde a una concha de morfología troquiforme con la abertura inclinada hacia el ombligo similar a la de la población de Gaucín (Fig. 35F). El paratipo (Boeters, 1981: fig. 4) es más parecido a la concha de los ejemplares de la población de Benaoján (Fig. 35I). La descripción original (Boeters, 1981) dice así: "la concha es plana o cónica muy lisa, donde la abertura desciende hasta la penúltima espira; tiene alrededor de 3 vueltas de espira (número según Erhmann 1933). La altura de la concha es de 1 mm y la anchura de 1,3 mm. La concha es anaranjada" (traducción del original en alemán).

Boeters (1988), compara esta especie con *Neohoratia* (?) *coronadoi* (= *Islamia pallida*), *Neohoratia* (?) *fezi* (= *Fissuria fezi*) y *Horatia gatoi* por la posesión de una concha valvatoide pero se mencionan pequeñas diferencias respecto a estas especies. Así, *N.* (?) *coronadoi* tiene el ombligo más ancho y el labio interno de la abertura no se repliega hacia éste. *Neohoratia* (?) *fezi* tiene la concha menos comprimida y más esférica y *H. gatoi* tiene un pene de forma diferente y sólo un receptáculo seminal. En esta revisión, Boeters dibuja un pene y el oviducto paleal, junto con el oviducto renal y los dos receptáculos seminales, de forma y tamaño similar a las poblaciones nuevas que hemos incluido para esta especie. Sin embargo, tal y como figura también en su artículo de 1980, el pedúnculo del RS1 es más largo que el que se ha observado en todas estas poblaciones. La existencia de un estrechamiento en el oviducto paleal, rasgo que se dibuja en cada uno de los dos trabajos en donde menciona a esta especie, no parece ser un carácter constante entre las especies de este género, como es el caso de dos especies italianas, *I. cianensis* e *I. gaitieri*. Así, mientras que en la primera existe un ligero estrechamiento en la zona de transición entre las glándulas del oviducto paleal, en la segunda este rasgo no aparece.

Islamia schuelei vive en simpatría junto con otras especies de este grupo como son *Boetersiella sturmi*, *B. davisi* y *Chondrobasis levantina*. En el Marchal de Antón López y en Félix (Sierra de Gador), Almería, esta especie vive junto a *Pseudokerkia morenoi*. En las localidades de Turrillas (El Nacimiento y la Fuente Los Minutos) se han extinguido estas poblaciones como consecuencia de una sequía prolongada. *Islamia schuelei* se encuentra en un grave riesgo de desaparición en Almería.

Esta especie presenta una importante variabilidad intrapoblacional manifestada en múltiples caracteres morfológicos anteriormente mencionados: la forma general de las conchas, los distintos tipos de pigmentaciones corporales, las diferencias de tamaño del RS1 y la existencia o no de estrechamiento del oviducto paleal.

Sin embargo, los caracteres comunes que agrupan a todas estas poblaciones y las permiten distinguirse de las otras especies peninsulares de *Islamia* son: la forma

generalmente aplanada de la concha y su gran diámetro umbilical; el gran desarrollo del ctenidio en todas las poblaciones (frente a *I. henrici* e *I. aitanica*); el arqueamiento en forma de U del recto (frente a *I. pallida* e *I. henrici*); la presencia de dos cúspides basales en el diente central (frente a *I. globulus* e *I. ateni*) y la forma y posición de los receptáculos seminales en el oviducto renal (frente a *I. aitanica* e *I. globulus*). En cuanto a la población de Cádiz, no se ha dispuesto de suficientes ejemplares para su estudio.

Islamia globulus (Bofill, 1909)

Bajo el único nombre de *I. globulus* se han reunido dos subespecies, *N. globulus globulus* y *N. globulus lagari*. La descripción morfológica se referirá sólo a *I. globulus globulus* ya que no ha sido posible disponer de ejemplares de la segunda subespecie para su estudio.

SINONIMIAS

Para *I. globulus globulus* (Bofill, 1909)

Amnicola globulus Bofill, 1909. Act. Mem. 1 Congr. Nat. Esp, Zaragoza: 205 (sólo concha)

Amnicola anatina globulus Bofill: Bofill y Haas, 1920. Treb. Mus. Cienc. Nat. Barcelona, Ser. zool., 3: 1-19

Pseudamnicola similis globulus (Bofill): Altimira, 1960. Misc. Zool., 1(3): 10 (citado)

Neohoratia globulus globulus (Bofill): Boeters, 1988. Arch. Molluskenkd., 118(4/6): 214 (concha y anatomía)

Para *I. globulus lagari* Altimira, 1960

Pseudamnicola lagari Altimira, 1960. Misc. Zool., 1(3): 10 (sólo concha)

Neohoratia globulus lagari (Altimira): Boeters, 1988. Arch. Moll., 118(4/6): 216 (concha y anatomía)

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo. Los ejemplares tipo de *N. globulus globulus* son desconocidos. Sin embargo, de *N. globulus lagari* se ha estudiado un lectotipo depositado en el NNM (Nº 56466/1) (Figs. 38F-J).

Otras localidades: Las poblaciones conocidas de esta especie se distribuyen por las provincias de Lérida, Gerona, Barcelona, y Huesca.

*: localidades mencionadas por Boeters en su revisión de 1988 para la península Ibérica.

+: Material estudiado: localidades mencionadas por Boeters (1988) de las cuales se dispone de material en las colecciones del MNCN. Todas las poblaciones corresponden a *I. globulus globulus*.

Material estudiado: nuevas citas.

(#) Fuente Amargosa, Aristot, Lérida (UTM: 31TCG871948) (15/3/1999) (B.A.). (#) Font Blanca, Vilanova de Meya, Lérida (UTM: 31TCG371551) (25/2/1986) (J. R.). (#) Font de La Argenteria, Baix Pallars, Lérida (UTM: 31TCG381842) (2/10/1986) (J. R.). (#) Font del Regué, Vilanova de Meya, Lérida (UTM: 31TCG304539) (27/2/1986) (J. R.). (#) Font de la Fayeda, Abella de la Conca, Lérida (UTM: 31TCG475668) (10/10/1986) (J. R.). (#) Font de Les Greixes, Sant Esteve de La Sarga, Lérida (UTM: 31TCG126635) (8/5/1986) (J. R.). (#) Font Blanca, Gabet de la Conca, Lérida (UTM: 31TCG301658) (13/5/1986) (J. R.). (#) Font D'Arcallo, Baix Pallars, Lérida (UTM: 31TCG482818) (29/9/1986) (J. R.). (#) Font La Sarga, Gabet de La Conca, Lérida (UTM: 31TCG375567) (26/2/1986) (J. R.). (#) Font Freda, Abella de la Conca, Lérida (UTM: 31TCG473677) (10/5/1986) (J. R.). (#) Font Freda de Casa Pallas, Arén, Lérida (UTM: 31TCG065908) (28/3/1987) (J. R.). (#) Font de Bordons, Arén, Lérida (UTM: 31TCG085881) (31/3/1987) (J. R.). (#) Adraén, Sierra de Cadí, Lérida (UTM: 31TCG767817) (15/2/1998) (A. B.). (+) Font de la Figuereta, Alós de Balaguer, Lérida (UTM: 31TCG253439) (11/3/1986) (J. R.). (*) Tuxent, Lérida (UTM: CG87). (*) Fou de Bor, Bellver, Lérida

(UTM: DG08). (#) Huesca, Huesca (E. R.). (#) Laguarta, Huesca, pared con agua al borde de la carretera. (UTM: 30TYM374998) (12/4/1995) (B. A.). (#) Lavadero en Laguarda, Huesca (UTM: 30TYM374998) (12/4/1995; 26/10/1995) (B. A.; B. A. y E. R.). (#) Fte. Grima, Gistaín, Huesca (UTM: 31TBH799184) (13/4/1995) (B. A.). (+) Fte. de Sopeira, embalse de Sopeira, Huesca (UTM: 31TCG1487) (24/7/1991) (R. A., D. M., J.M.R.). (*) Merli, Huesca (UTM: BG99). (*) Vidra, Gerona (UTM: DG46). (*) Vallfogona, Gerona (UTM: DG47). (*) Fuente El Carrer, San Privat de Bas, Gerona (UTM: DG56). (*) Fuente Les Dous, Torrellas de Foix, Barcelona (UTM: CF78). (*) Sot de Can Parés, Gavá, Barcelona (UTM: DF17), localidad tipo de *I. globulus lagari*.



LOCALIDAD TIPO

Para *I. globulus globulus*: Font del Pot del Pinell, junto al Portellet del Montsech, Lérida, UTM: GC16.

Para *I. globulus lagari*: Sot de Can Parés, Gavá, Barcelona, UTM: DF17.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 44). La concha es elongada-cónica o turriiforme (Figs. 38A-C) y presenta una media de 4,1 vueltas de espira (Fig. 38D). La sutura está bien marcada y la última vuelta de espira ocupa más de 5/7 de la longitud total de la concha. La protoconcha mide 1,5 vueltas (Figs. 38J-K), tiene un diámetro aproximado de 368 μm , la anchura de su núcleo es de 147 μm y su microescultura es característica de este grupo de especies (Fig. 38L). La teleoconcha presenta una última vuelta que, cerca de la abertura, es bastante estrecha en relación con otras especies de este grupo (Fig. 38D). La abertura es frontal y redondeada, aunque tiende a ser oval, se estrecha en la parte superior de la misma. El labio interno se repliega ligeramente sobre el ombligo, que está semi-cerrado, y tiene un diámetro de 129 μm (Fig. 38E). El labio externo es fino. De perfil, el borde de la concha es recto y no presenta ningún tipo de ondulación (Fig. 38C). El periostraco es de color amarillento y las conchas son, frecuentemente, transparentes.

Opérculo (Tabla 45). El opérculo es ovalado, córneo, paucispiral y tiene un color amarillo pálido (Figs. 39A-C). El núcleo es excéntrico y de color naranja pálido. La impresión muscular que deja el pie en la cara interna del opérculo puede ser tanto ovalada (Fig. 39B) como redondeada (Fig. 39A).

Tabla 44. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente de Sopeira, Sopeira, Huesca; 2- Vilanova de Meia, Lérida; 3- Sant Esteve de La Sarga, Lérida; 4- Alós de Balaguer, Lérida.

	1	2	3	4
	Media ± S.D; CV (Máx-Mín) (n= 30)	Media ± S.D.;CV (Máx-Mín) (n= 19)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 8)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 7)
SL	1,93 ± 0,12; 0,06 (2,26-1,68)	1,94 ± 0,10; 0,05 (2,26-1,68)	2,18 ± 0,11; 0,05 (2,32-2,02)	1,85 ± 0,14; 0,08 (2,00-1,56)
SW	1,39 ± 0,09; 0,06 (1,56-1,26)	1,44 ± 0,09; 0,06 (1,60-1,32)	1,47 ± 0,08; 0,06 (1,64-1,36)	1,39 ± 0,11; 0,08 (1,60-1,26)
SL/SW	1,38 ± 0,07; 0,05 (1,56-1,26)	1,35 ± 0,07; 0,05 (1,47-1,27)	1,37 ± 0,07; 0,05 (1,47-1,22)	1,34 ± 0,10; 0,07 (1,45-1,18)
AH	0,97 ± 0,06; 0,06 (1,10-0,86)	0,99 ± 0,05; 0,05 (1,08-0,90)	1,04 ± 0,07; 0,07 (1,16-0,96)	0,93 ± 0,04; 0,04 (1,00-0,88)
LBW	1,51 ± 0,08; 0,05 (1,72-1,38)	1,54 ± 0,07; 0,05 (1,66-1,36)	1,75 ± 0,14; 0,08 (1,94-1,56)	1,45 ± 0,12; 0,08 (1,60-1,20)
WBW	1,17 ± 0,07; 0,06 (1,04-0,78)	1,22 ± 0,07; 0,06 (1,32-1,08)	1,29 ± 0,06; 0,05 (1,42-1,20)	1,21 ± 0,04; 0,03 (1,28-1,16)
AmL	0,92 ± 0,06; 0,06 (1,04-0,78)	0,96 ± 0,06; 0,06 (1,10-0,86)	1,00 ± 0,06; 0,06 (1,12-0,94)	0,90 ± 0,07; 0,08 (1,00-0,80)
AmW	0,78 ± 0,06; 0,07 (0,96-0,68)	0,84 ± 0,06; 0,07 (0,96-0,72)	0,87 ± 0,05; 0,06 (0,96-0,82)	0,79 ± 0,04; 0,06 (0,84-0,72)
WPW	0,74 ± 0,04; 0,05 (0,84-0,66)	0,76 ± 0,04; 0,06 (0,84-0,68)	0,81 ± 0,05; 0,06 (0,88-0,74)	0,76 ± 0,04; 0,05 (0,80-0,70)
WAW	0,39 ± 0,04; 0,10 (0,50-0,32)	0,39 ± 0,04; 0,10 (0,44-0,32)	0,41 ± 0,03; 0,07 (0,46-0,38)	0,39 ± 0,04; 0,10 (0,44-0,32)
NSW	4,10 ± 0,25; 0,06 (4,75-3,50)	4,42 ± 0,17; 0,05 (4,50-4,00)	4,28 ± 0,21; 0,05 (4,50-4,00)	4,18 ± 0,19; 0,05 (4,50-4,00)

Tabla 45. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de las localidades de Sopeira, Huesca y Laguarda, Huesca.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 9)	0,88	0,04	0,05	0,96	0,82
OW (n= 9)	0,67	0,04	0,06	0,73	0,61
OLWL (n= 4)	0,41	0,01	0,03	0,43	0,40
OLWW (n= 4)	0,28	0,04	0,15	0,33	0,24
NL (n= 4)	0,33	0,06	0,20	0,40	0,24
NW (n= 4)	0,38	0,02	0,07	0,42	0,36
OL/OW (n= 4)	1,31	0,06	0,04	1,40	1,22

Cabeza-pie. La coloración general de la cabeza es bastante clara (Fig. 40E). El morro está totalmente despigmentado, lo cual permite que el anaranjado bulbo bucal pueda ser observado por transparencia. El resto de la cabeza tiene puntos negros alrededor de los ojos y, ocasionalmente, en la base de los tentáculos.

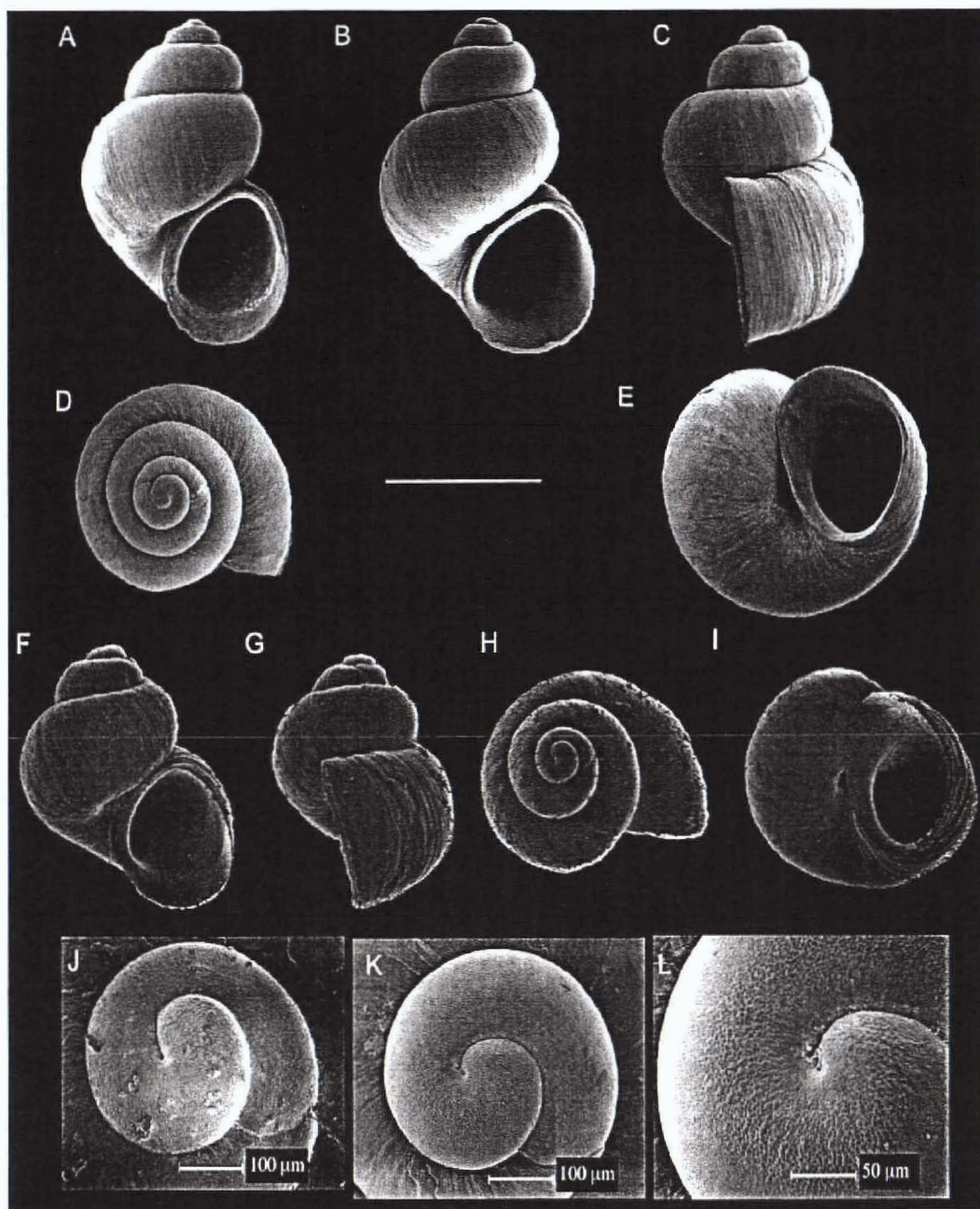


Fig. 38. Conchas de *Islamia globulus*. A, C, D, E, K, L. Conchas procedentes de la población de Laguarda (Huesca). B. Concha procedente de la localidad de Sopeira (Huesca). F-J. Lectotipo de *I. globulus lagari* (NNM56466/1). A, B. Conchas de frente. C, G. Conchas de perfil. E, I. Ombligo. D, H. Vista apical. J-L. Protoconcha y microescultura. Escala figuras A-I: 1 mm.

Sistema nervioso. El esófago es recto y los ganglios cerebrales son del mismo tamaño (Fig. 40A). Los ganglios pleural izquierdo y subesofágico son más voluminoso que sus homólogos del lado del derecho. El conectivo supraesofágico es largo y el subesofágico es muy corto de forma que parece que los ganglios anejos están fusionados.

Las medidas de las estructuras nerviosas son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,21 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,12 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,11 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,09 mm; lon-

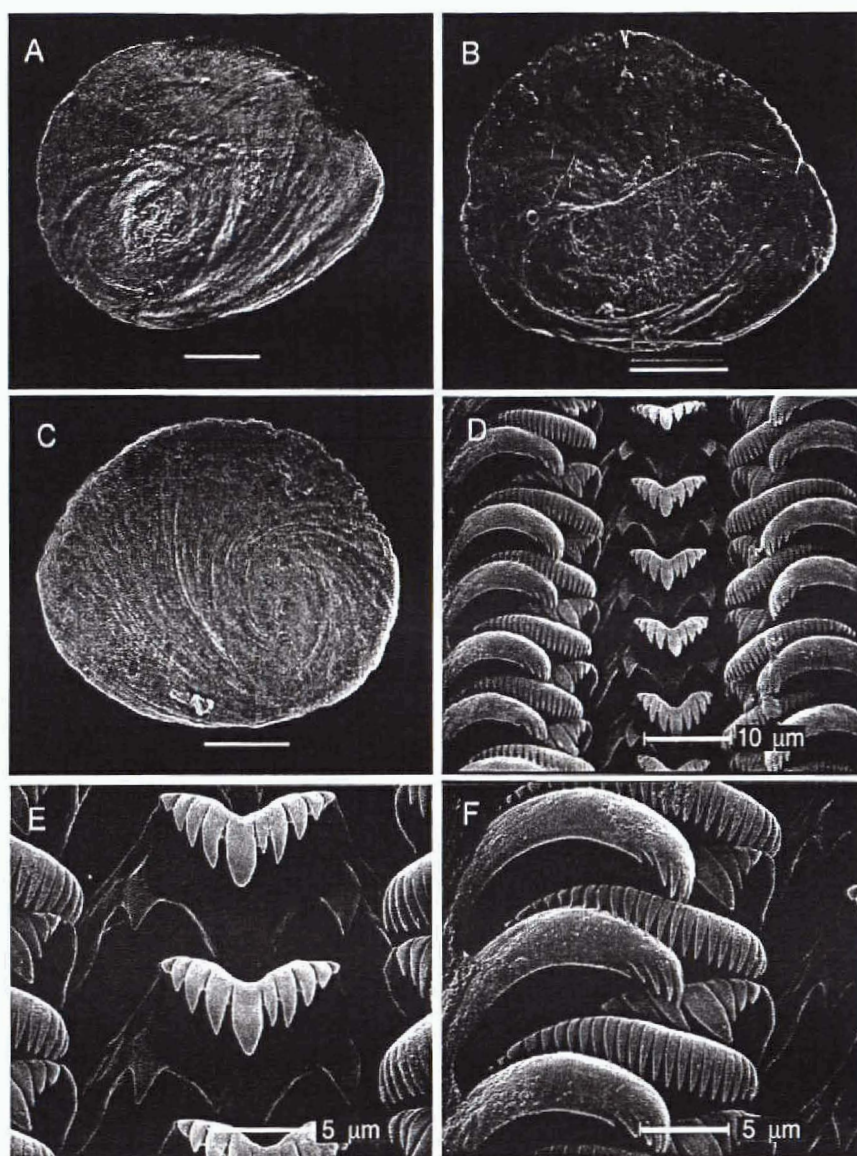


Fig. 39. Opérculos y rádulas de *Islamia globulus*. A, C, D, E, F. Opérculos y rádulas procedentes de la población de Laguarda (Huesca). B. Opérculo de la localidad de Sopeira (Huesca). A, B. Cara interna del opérculo. C. Cara externa del opérculo. D. Filas transversales de dientes. E Diente central de la rádula. F. Dientes laterales, marginales internos y externos. Escalas de las Figs. A-C: 200 μ m.

gitud del ganglio supraesofágico: 0,09 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,16 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,01 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,43.

Pigmentación externa del manto. En general, la pared externa del cuerpo es muy oscura, salvo en la última vuelta, donde presenta una pigmentación mucho más débil.

Cavidad paleal (Tabla 46). El ctenidio está bien desarrollado y presenta alrededor de 12 lamelas (Fig. 40B) que se sitúan muy cerca del pliegue que forma el recto. Éste se extiende prácticamente por toda la cavidad paleal. El osfradio es de tamaño inter-

medio y, como media, unas tres veces más largo que ancho. Se coloca en posición centro-posterior en relación con el ctenidio y ocupa 2/7 de la longitud de la cavidad paleal. Las lamelas son del mismo grosor en la base y el ápice.

Tabla 46. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Gabet de la Conca (Font de La Sarga), Lérida; 2- Fuente Sopeira, H; 3- Laguarda, Huesca; 4- San Esteve de la Sarga (Font Les Greixes), Lérida; 5- Vilanova de Meya (Font del Regué), Lérida; 6- Alós de Balaguer (Font La Figuereta), Lérida; 7- Arén (Font de Bordons), Lérida; 8- Abella de la Conca (Font de la Fayedà), Lérida.

	Total	1	2	3	4	5	6	7	8
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 10)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Os L	0,26 ± 0,06; 0,25 (0,36-0,16)	0,19 ± 0,04; 0,23 (0,22-0,16)	0,33 ± 0,01; 0,03 (0,34-0,32)	0,22	0,24	0,20	0,24	0,36	0,26
Os W	0,08 ± 0,02; 0,20 (0,11-0,06)	0,07 ± 0,01; 0,11 (0,07-0,06)	0,08 ± 0,01; 0,07 (0,08-0,07)	0,11	0,11	0,10	0,07	0,08	0,09

Sistema digestivo (Tabla 47). El estómago es más ancho que largo. El saco del estilo es largo, de longitud ligeramente inferior al estómago y sobresale anteriormente al pliegue intestinal (Fig. 40C). La cámara posterior del estómago es más pequeña que la cámara anterior. El recto en la cavidad paleal forma una curva más o menos abierta en forma de U que, excepcionalmente, apunta hacia la región anterior (Fig. 40D). El ano se sitúa muy próximo al borde del manto.

Tabla 47. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente Sopeira, Huesca; 2- Gabet de la Conca (Font de la Sarga), Lérida; 3- Alós de Balaguer (Font La Figuereta), Lérida; 4- Laguarda, Huesca; 5- Vilanova de Meya (Font del Regué), Lérida; 6- Abella de la Conca (Font de la Fayedà), Lérida.

	Total	1	2	3	4	5	6
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 7)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Ss L	0,41 ± 0,07; 0,17 (0,53-0,31)	0,42 ± 0,01; 0,02 (0,42-0,41)	0,31	0,41	0,53	0,41	0,35
Ss W	0,31 ± 0,04; 0,13 (0,37-0,27)	0,33 ± 0,04; 0,11 (0,36-0,31)	0,27	0,29	0,30	0,37	0,27
St L	0,45 ± 0,09; 0,21 (0,58-0,34)	0,46 ± 0,17; 0,37 (0,58-0,34)	0,39	0,44	0,30	0,38	0,46
St W	0,49 ± 0,10; 0,21 (0,62-0,34)	0,47 ± 0,04; 0,09 (0,50-0,44)	0,34	0,39	0,58	0,53	0,58

La rádula (Tabla 48) es pequeña (0,17%) y su diente central (Figs. 39D-E) posee una única cúspide basal a cada lado que, generalmente, es recta, aunque a veces apunta ligeramente hacia el margen externo. La distancia entre ambas cúspides es de

11 μm , aproximadamente. La lengua basal de este diente tiene forma de V. La cúspide central es larga y ancha, y tiene cuatro largos y afilados denticulos laterales. El margen superior del diente central es ligeramente cóncavo. El diente lateral tiene la cara rectangular y tres o cuatro denticulos a cada lado del central (Figs. 39K-M). Los denticulos de los dientes marginales externos son largos y afilados.

Tabla 48. Fórmula y dimensiones de la rádula de ejemplares de la población de Laguarda, Huesca.

Fórmula diente central	4+C+4/1-1
W diente central	~ 9 μm
Fórmula diente lateral izdo.	4-C-3
Fórmula diente marginal interno	≥ 24 cúspides
Fórmula diente marginal externo	≥ 6 cúspides
L. de la rádula	~ 345 μm
W. de la rádula	~ 58 μm
Nº de filas	~ 50

Sistema genital masculino (Tabla 49). La próstata es pequeña si la comparamos con el tamaño total del cuerpo y se apoya en la zona posterior del lazo del recto (Fig. 40D). Aproximadamente, 1/3 de ésta se sitúa en el interior de la cavidad paleal. Los primeros lóbulos de los testículos están situados por encima de la cámara posterior del estómago y alcanzan, en algunos casos, la cámara anterior. Como es habitual en este grupo de especies, la vesícula seminal se sitúa encima de la cámara posterior del estómago. El pene es grande, algo más largo que la longitud total de la cabeza, y presenta un lóbulo muy desarrollado en posición subterminal (Figs. 40E-F). Este lóbulo no está pigmentado, pero el resto del pene presenta, habitualmente, desde la base hasta la punta, una coloración homogénea muy oscura. Sin embargo, en algunas poblaciones carece de pigmentación. En los machos de algunas localidades (Gabet de la Conca, Arén y Alós de Balaguer), este lóbulo tiene aspecto glandular. El conducto peneal se ondula en la base y luego discurre recto en su borde convexo hacia el ápice, que es redondeado. La base del pene no está ensanchada, sino que tiene el mismo grosor que el resto del pene.

Sistema genital femenino (Tabla 50). El oviducto renal forma un doble lazo que se apoya en la glándula del albúmen (Fig. 40G). Esta especie presenta el característico sistema genital anterior del género *Islamia*, es decir, carece de bursa copulatrix y, en su lugar, aparecen dos receptáculos seminales en posición 1 y 2 (Fig. 40H) muy próximos entre sí. En los individuos de algunas poblaciones (Laguarda, Vilanova de Meyá, Gabet de la Conca, Arén, Baix Pallars y Abellá de la Conca) se observa el típico estrechamiento del oviducto paleal descrito en el género *Neohoratia* (Boeters,

Tabla 49. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente Sopeira, Huesca; 2- San Esteve de la Sarga (Font Les Greixes), Lérida; 3- Baix Pallars (Font de La Argenteria), Lérida; 4- Gabet de la Conca (Font de la Sarga), Lérida; 5- Abella de la Conca (Font de la Fayedà), Lérida; 6- Vilanova de Meyà (Font Blanca), Lérida; 7- Alós de Balaguer (Font La Figuereta), Lérida; 8- Arén (Font de Bordons), Lérida; 9- Huesca, Huesca; 10- Laguarda, Huesca.

Total		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)		Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Pr L	0,43 ± 0,03; 0,08 (0,46-0,39) (n= 3)	0,44 (n= 1)			0,39 (n= 1)			0,46			
Pr W	0,24 ± 0,05; 0,21 (0,27-0,18) (n= 3)	0,27 (n= 1)			0,18 (n= 1)			0,27			
P L	0,70 ± 0,11; 0,16 (0,87-0,51) (n= 12)	0,70 ± 0,17; 0,25 (0,82-0,58) (n= 2)	0,65	0,87	0,62 ± 0,16; 0,26 (0,74-0,51) (n= 2)	0,76	0,67	0,77	0,55	0,75	0,78
P W	0,21 ± 0,06; 0,28 (0,32-0,13) (n= 10)	0,16 ± 0,04; 0,27 (0,19-0,13) (n= 2)		0,24	0,28 ± 0,06; 0,20 (0,32-0,24) (n= 2)	0,24	0,15	0,27	0,21	0,15	
L.p. L	0,31 ± 0,07; 0,23 (0,38-0,20) (n= 12)	0,32 ± 0,04; 0,12 (0,34-0,29) (n= 2)	0,38	0,26	0,29 ± 0,12; 0,42 (0,37-0,20) (n= 2)	0,38	0,20	0,37	0,37	0,25	0,36
L.p. W	0,14 ± 0,04; 0,27 (0,21-0,08) (n= 12)	0,12 ± 0,05; 0,43 (0,15-0,08) (n= 2)	0,21	0,15	0,14 ± 0,04; 0,31 (0,17-0,11) (n= 2)	0,17	0,10	0,19	0,17	0,12	0,12
Longitud cabeza	0,64 ± 0,09; 0,15 (0,87-0,52) (n= 10)	0,57 ± 0,06; 0,11 (0,62-0,52) (n= 2)	0,61	0,87	0,62 (n= 1)	0,60	0,70	0,58	0,64	0,62	
P L/L cabeza	1,10 ± 0,23; 0,21 (1,56-0,83) (n= 10)	1,25 ± 0,44; 0,35 (1,56-0,94) (n= 2)	1,07	1,00	0,83 (n= 1)	1,27	0,95	1,27	0,87	1,21	

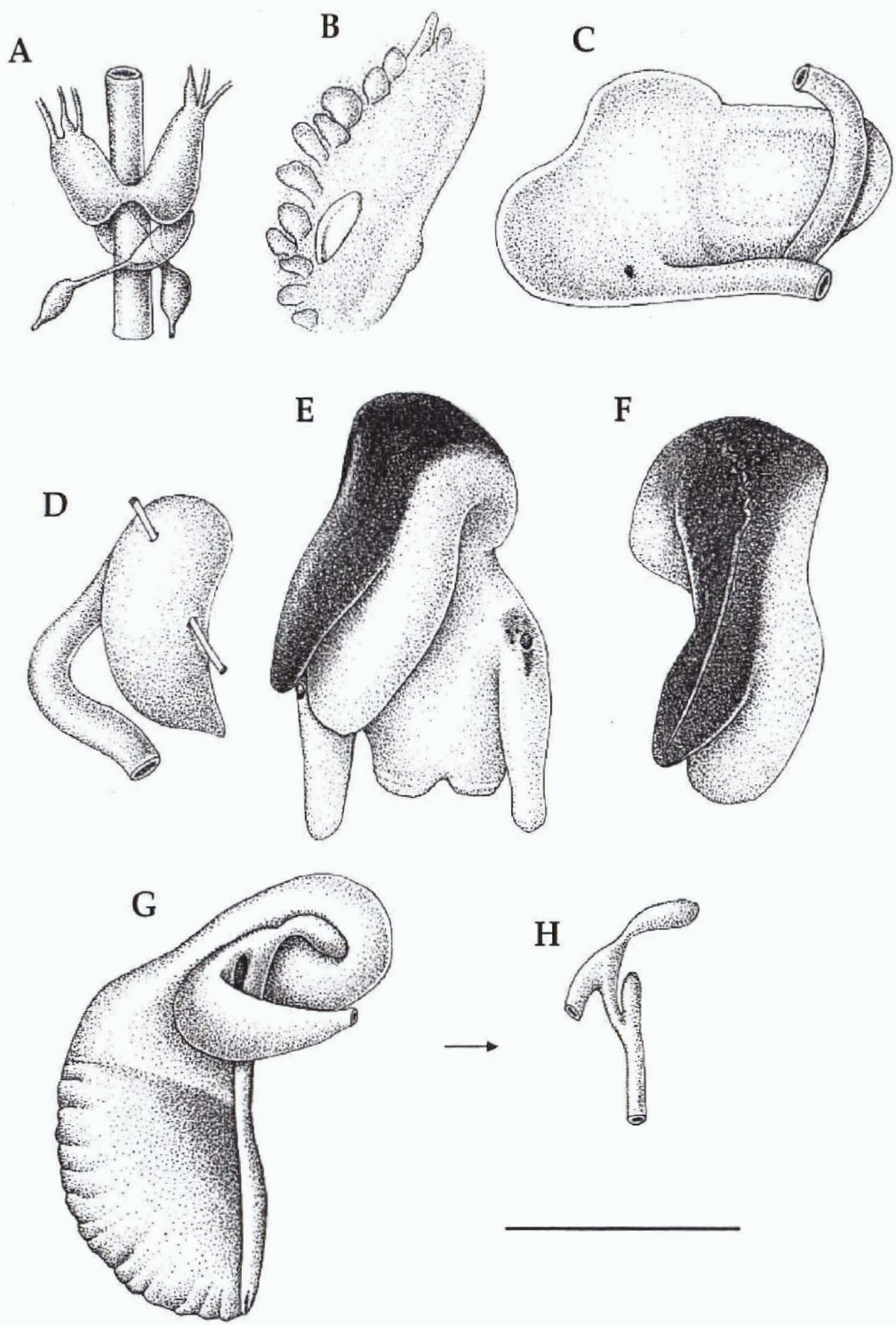


Fig. 40. Anatomía de *Islamia globulus*. A. Sistema nervioso parcial. B. Ctenidio y osfradio. C. Sistema digestivo anterior. D. Próstata y recto. E. Cabeza de macho y pene. F. Detalle del pene. G. Sistema genital anterior femenino completo y (H) detalle de los receptáculos seminales. Escala: 500 μ m.

1988). El oviducto paleal es muy voluminoso y cerca de 2/3 del mismo están incluidos en la cavidad paleal. La glándula del albumen es de talla algo mayor que la cápsula glandular (Fig. 40G). Ésta última se encuentra incluida casi por completo dentro de la cavidad paleal. El RS2 es piriforme (ver Hershler y Ponder 1998: 32) y des-

Tabla 50. Medidas de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente Sopena, Huesca; 2- Laguarda, Huesca; 3- Baix Pallars (Font de La Argenteria), Lérida; 4- Gabet de la Conca (Font de la Sarga), Lérida; 5- Abella de la Conca (Font de la Fayedá), Lérida; 6- Vilanova de Moya (Font del Regué), Lérida; 7- Alós de Balaguer (Font La Figuereta), Lérida; 8- Arén (Font de Bordonas), Lérida. Medidas en mm.

	Total		1		2		3		4		5		6		7		8	
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)		Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)		Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)		Media (n= 1)		Media (n= 1)		Media (n= 1)		Media (n= 1)		Media (n= 1)		Media (n= 1)	
Op L	0,75 ± 0,16; 0,22 (0,94-0,43) (n= 10)		0,72 (0,94-0,67) (n= 1)		0,81 ± 0,14; 0,17 (n= 3)		0,77		0,77		0,90		0,43		0,92		0,56	
Op W	0,32 ± 0,06; 0,19 (0,43-0,23) (n= 9)		0,35 (n= 1)		0,40 ± 0,04; 0,09 (0,43-0,38) (n= 2)		0,28		0,32		0,34		0,23		0,29		0,28	
G.a. L	0,42 ± 0,05; 0,11 (0,46-0,37) (n= 3)						0,46		0,37		0,42							
C.g. L	0,39 ± 0,08; 0,22 (0,48-0,31) (n= 3)						0,31		0,39		0,48							
RS1 L	0,11 ± 0,07; 0,62 (0,21-0,02) (n= 7)		0,18 ± 0,04; 0,23 (0,21-0,15) (n= 2)		0,09 ± 0,09; 1,07 (0,15-0,02) (n= 2)				0,05		0,12				0,06			
RS2 L	0,19 ± 0,03; 0,16 (0,26-0,17) (n= 7)		0,23 ± 0,04; 0,19 (0,26-0,20) (n= 2)		0,18 ± 0,01; 0,05 (0,18-0,17) (n= 2)				0,18		0,17				0,18			

taca inicialmente porque tiene un estrecho pedúnculo (Fig. 40H). Sin embargo, existen frecuentes excepciones a este modelo general y, así, encontramos otros RS2 globulares y grandes, o bien alargados y pequeños. Son, normalmente, de color amarillo —probablemente por acumular esperma en su interior— y destacan claramente apoyados sobre la glándula del albumen, que es de color blanco pálido. El RS1 es de menor tamaño, tiene forma redondeada y no tiene pedúnculo, sino que se asienta sobre el oviducto renal.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie ocupa nichos similares a los de otras especies de este grupo, es decir, musgos, vegetación acuática y sedimento de fina granulometría. En la provincia de Lérida se halla en zonas calcáreas y dolomías. *I. globulus* se localiza en cuatro provincias del noreste peninsular: Lérida, Gerona, Barcelona y Huesca.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium nitidum*, *P. personatum*, *P. casertanum*, *Lymnaea truncatula*, *L. peregra*, *Physa acuta*, *Pomatias elegans*, *Moitessieria* sp., *Bythinella* sp. y *Pseudamnicola* sp.

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS. J. R. Roca tomó medidas de la calidad del agua en los meses de febrero, marzo, mayo y octubre.

Nº de localidad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Temperatura	13,4	11,8	10,6	6,5	14,6	11,4	14,8	7,5	9,9	9,1
PH	7,35	7,39	7,86	7,4	7,46	7,2	7,33	7,51	7,29	6,98
Ox. disuelto	8,92	8,66	9,27	9,7	8	8,93	10,4	8,4	3,28	9,4
Conductividad (abs)	470	416	250	547	636	451	700	391	888	573
Alcalinidad (mval/l)	4,84	4,52	2,63	7,22	4,13	4,82	4,52	4,23	4,43	7,22

1- Font de la Figuereta, Alós de Balaguer, Lérida (11/3/1986). 2- Font Blanca, Vilanova de Meya, Lérida (25/2/1986). 3- Font del Regué, Vilanova de Meya, Lérida (27/2/1986). 4- Font la Fayeda, Abella de la Conca, Lérida (10/5/1986). 5- Font La Argentaria, Baix Pallars, Lérida (2/10/1986). 6- Font Les Greixes, Sant Esteve de la Sarga, Lérida (8/5/1986). 7- Font Blanca, Gabet de la Conca, Lérida (13/5/1986). 8- Font D'Arcallo, Baix Pallars, Lérida (29/10/1986). 9- Font La Sarga, Gabet de la Conca, Lérida (26/2/1986). 10- Font Freda, Abella de la Conca, Lérida (10/5/1986).

OBSERVACIONES

Islamia globulus globulus se describe como *Amnicola globulus* así (Bofill, 1909): “es una forma de las más elegantes del género; de reducidas dimensiones, pues los mayores ejemplares no alcanzan, ni en altura ni en diámetro, un milímetro, siendo iguales una y otro. Los anfractos, en número de 5, son excesivamente convexos, sobre todo el penúltimo, y crecen

rápidamente, ofreciendo, por tanto, la concha, las suturas muy profundas. El último, no mucho mayor que el penúltimo, relativamente, es cilíndrico transversalmente, afectando la forma del de ciertas *Valvata* y *Vivipara*. La abertura es perfectamente redonda y el peristoma continuo, algo grueso y apenas reflexo en la parte columelar, de manera que parece ocultar un poco la ligera rendija umbilical" (transcripción del original).

Islamia globulus lagari se describe como *Pseudamnicola lagari* (Altimira, 1960) así: "Concha de color córneo oscuro, finamente estriada en sentido vertical; compuesta de 4 1/2 - 5 vueltas de crecimiento rápido, la última muy hinchada y alta (5/7 de la altura total); abertura ovalado-redondeada, algo angulosa en su parte superior; peristoma continuo, recto, suelto y algo destacado, no engrosado al exterior y con una callosidad interior más acentuada en el borde columelar; ombligo ancho. Altura: 1-1.1 mm; Diámetro: 0.8-1 mm". Este autor diferencia esta subespecie de *Pseudamnicola similis globulus* debido al "gran desarrollo y altura de la última vuelta, y por la relación existente entre dicha altura y la del resto de la espira" (transcripción del original).

No se ha dispuesto de material de *I. g. lagari* para su estudio (excepto el lectotipo, Figs. 38F-J) y tampoco se ha vuelto a encontrar ningún ejemplar en la localidad tipo. Es por ello que la comparación anatómica entre ambas subespecies está basada únicamente en los dibujos que realiza Boeters (1988). Las diferencias fundamentales residen en su distribución, en la forma de la concha y en algunas características de su genitalia. *Islamia globulus globulus* se distribuye en la región prepirenaica oriental, en las provincias de Huesca, Lérida y Gerona e *I. globulus lagari* se localiza en la cordillera costero-catalana, concretamente en la provincia de Barcelona. Esta última posee, respecto a la primera, conchas más pequeñas y menos estilizadas. Ambas subespecies presentan un pene similar, si bien *I. g. lagari* parece poseer un pene con un tamaño de flagelo inferior a *I. g. globulus* (Boeters, 1988). Sin embargo, este autor parece querer mostrar una cierta variabilidad de tamaño en este rasgo para *N. g. globulus* al presentar una serie de cuatro dibujos de penes con formas y tamaños ligeramente diferentes. En el caso de *I. g. lagari*, sólo se dibuja un pene, por lo que suponemos que Boeters, o bien no observó variabilidad en este carácter, o bien no dispuso de suficiente material para su estudio. En lo referente a la genitalia femenina, *I. g. lagari* presenta dos receptáculos seminales más largos y estilizados que los de *I. g. globulus*, si bien hay que precisar, como en el caso anterior, que *I. g. globulus* muestra una variabilidad considerable en cuanto a la forma y el tamaño de ambos receptáculos, variabilidad que no parece apreciarse en la otra subespecie.

La diferencia más notoria entre *I. globulus* y el resto de las especies de este género reside en el tamaño y la forma de la concha. De esta manera, Boeters (1988) diferencia a esta especie de *Horatia gattoa* en el enrollamiento de la concha; de *Tarraconia gasulli* [= *Neohoratia* (?) *gasulli*] en que ésta presenta un "lóbulo" en la abertura (se refiere realmente a la variz del labio de la abertura). En lo que se refiere a *Boetersiella sturmi* [= *Horatia* (?) *sturmi* en Boeters, 1988], *I. globulus* carecería del borde del espi-

ráculo. Además de estas características concretas, este autor menciona como diferencia básica entre esta especie y las demás pertenecientes al género *Neohoratia* (actualmente *Islamia*), salvo *I. ateni* [= *Neohoratia ateni* en Boeters, 1988], que las demás poseen una concha marcadamente plana y enrollada. Otros caracteres que diferencian a *I. globulus* de las demás especies peninsulares de *Islamia* son: la presencia de una única cúspide basal en el diente central de la rádula (carácter también compartido con *I. ateni*); la forma y la posición de los receptáculos seminales; la profusa pigmentación peneal (con excepciones), la posición subterminal del lóbulo peneal y la ausencia de un estrechamiento en el oviducto paleal. Esta especie presenta muchas similitudes con *I. ateni* que serán analizadas y discutidas en el apartado correspondiente.

La variabilidad interpoblacional en esta especie reside fundamentalmente en la forma del recto, en la pigmentación del pene y en la forma y tamaño del RS2. En relación al primer carácter, se han observado ejemplares de algunas poblaciones de la provincia de Lérida [Baix Pallars (Font de la Argentaria), Abella de la Conca (Font de la Fayeda), Gabet de la Conca (Font de la Sarga) y, ocasionalmente, en Sant Esteve de La Sarga (Font de Les Greixes)], con un pliegue más pronunciado. El pene está, frecuentemente, pigmentado de color oscuro, con una coloración que se extiende a menudo hasta la base del pene y no sólo hasta la mitad del pene, tal y como figura en la revisión de Boeters (1988) para *I. g. globulus* e *I. g. lagari*. Sin embargo, existen algunas excepciones a este modelo en algunos individuos de Lérida y Huesca (Gabet de La Conca y Arén) cuyos penes carecen por completo de pigmentación. Esta cualidad servirá como comparación con su especie más próxima, *I. ateni*. El genital anterior femenino es en donde reside la mayor variabilidad entre estas dos subespecies. Si bien el tamaño y la forma del RS1 es similar en todos los ejemplares estudiados, es en el RS2 el que presenta mayor variación. Así, en cuanto al RS2 de *I. globulus globulus* (Fig. 40H y Boeters, 1988: 165-170), se pueden encontrar formas que van desde receptáculos pequeños y redondeados, prácticamente sentados sobre el oviducto renal, hasta otros alargados y pedunculados, pasando por una larga serie de formas intermedias. Receptáculos pedunculados, descritos para *I. g. lagari*, también se encuentran en los individuos de alguna de las poblaciones de *I. g. globulus* como en Alós de Balaguer, Lérida (Font de la Figuereta) y Laguarda, Huesca. Receptáculos en forma de "maza" se encuentran en los ejemplares de Sopeira (corresponde a la fig. 170 de Boeters, 1988), San Esteve de la Sarga (corresponde a la fig. 167 de Boeters, 1988) y Baix Pallars (corresponde a la fig. 169 de Boeters, 1988) por ejemplo. De todo esto se infiere una posible gradación morfológica en el tamaño y forma del RS2 que correspondería, a grandes rasgos, con una clina geográfica. De esta forma, las hembras de las poblaciones de Gerona tendrían un RS2 pequeño y sentado sobre el oviducto (estos datos se basan en la bibliografía ya que no se ha dispuesto de material para su estudio); las de Lérida poseerían receptáculos más elongados y con esbozos

de pedúnculo, con la excepción anteriormente mencionada. Y, finalmente, los ejemplares que proceden de poblaciones oscenses contemplarían formas más robustas y grandes y otras con un pedúnculo muy largo, similar al esquema de *I. g. lagari*.

En las poblaciones de Laguarda y Sopeira (Huesca) se han observado hembras que contienen a lo largo del cuerpo, tanto en la región posterior (hepatopáncreas y gónada) como en la región anterior (digestivo, genitalia anterior, canal ventral, etc.), unas pequeñas "bolsas" transparentes con unas cápsulas de color blanquecino en el interior, que podrían tratarse de endoparásitos. Estas bolsas se localizan con mucha frecuencia por debajo del epitelio externo del oviducto paleal y pueden ser vistas al diseccionar la cavidad del manto. El tamaño aproximado de cada una de estas cápsulas es de 139 μm . No se observa reducción del tamaño del oviducto paleal y se conservan también los receptáculos seminales y el canal ventral, aunque, en estos casos, son difíciles de estudiar. En disección, la gónada presenta un tamaño similar al de las hembras no parasitadas. Por otra parte, la diferencia tan significativa en cuanto a la talla del oviducto paleal entre las hembras estudiadas no parece tener relación con la estación del año en que estas hembras fueron recolectadas.

Islamia ateni (Boeters, 1969)

SINONIMIAS

Microna ateni Boeters, 1969. Arch. Molluskenkd., 99(1/2): 70 (sólo concha)
Neohoratia ateni (Boeters): Boeters, 1988. Arch. Molluskenkd., 118(4/6): 216 (concha y anatomía)

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo:

Existe un holotipo de *N. ateni* en el NNM y paratipos NNM/37, SMF 194371/2 y BOE 205 y 206 (topotipos cedidos por Boeters, Figs. 41A-G).

LOCALIDAD TIPO: Balneario de San Vicente, Lérida, UTM: CG89.



MORFOLOGÍA. La descripción de esta especie está basada en los nueve topotipos cedidos por el prof. H. D. Boeters.

Concha (Tabla 51). La concha es elongada-cónica o turriforme (Figs. 41A-C) y presenta una media de cuatro vueltas de espira (Fig. 41E). La sutura está bien marcada y la última vuelta de espira ocupa más de 5/7 de la longitud total de la concha. La protoconcha mide 1,5 vueltas, tiene un diámetro aproximado de 280 μm , la anchura de su núcleo es de 120 μm y su microescultura es característica de este

Tabla 51. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes del Balneario de San Vicente, Lérida (localidad tipo).

n= 9	Media	S.D.	C.V.	Máx.	Mín.
SL	1,70	0,20	0,12	2,20	1,54
SW	1,09	0,11	0,10	1,37	0,97
SL/SW	1,56	0,06	0,04	1,64	1,45
AH	0,87	0,08	0,09	1,05	0,80
LBW	1,39	0,15	0,11	1,77	1,24
WBW	0,96	0,10	0,10	1,20	0,87
AmL	0,70	0,07	0,11	0,83	0,59
AmW	0,66	0,07	0,11	0,83	0,60
WPW	0,62	0,07	0,11	0,77	0,57
WAW	0,30	0,05	0,15	0,40	0,26
NSW	4,03	0,08	0,02	4,25	4,00

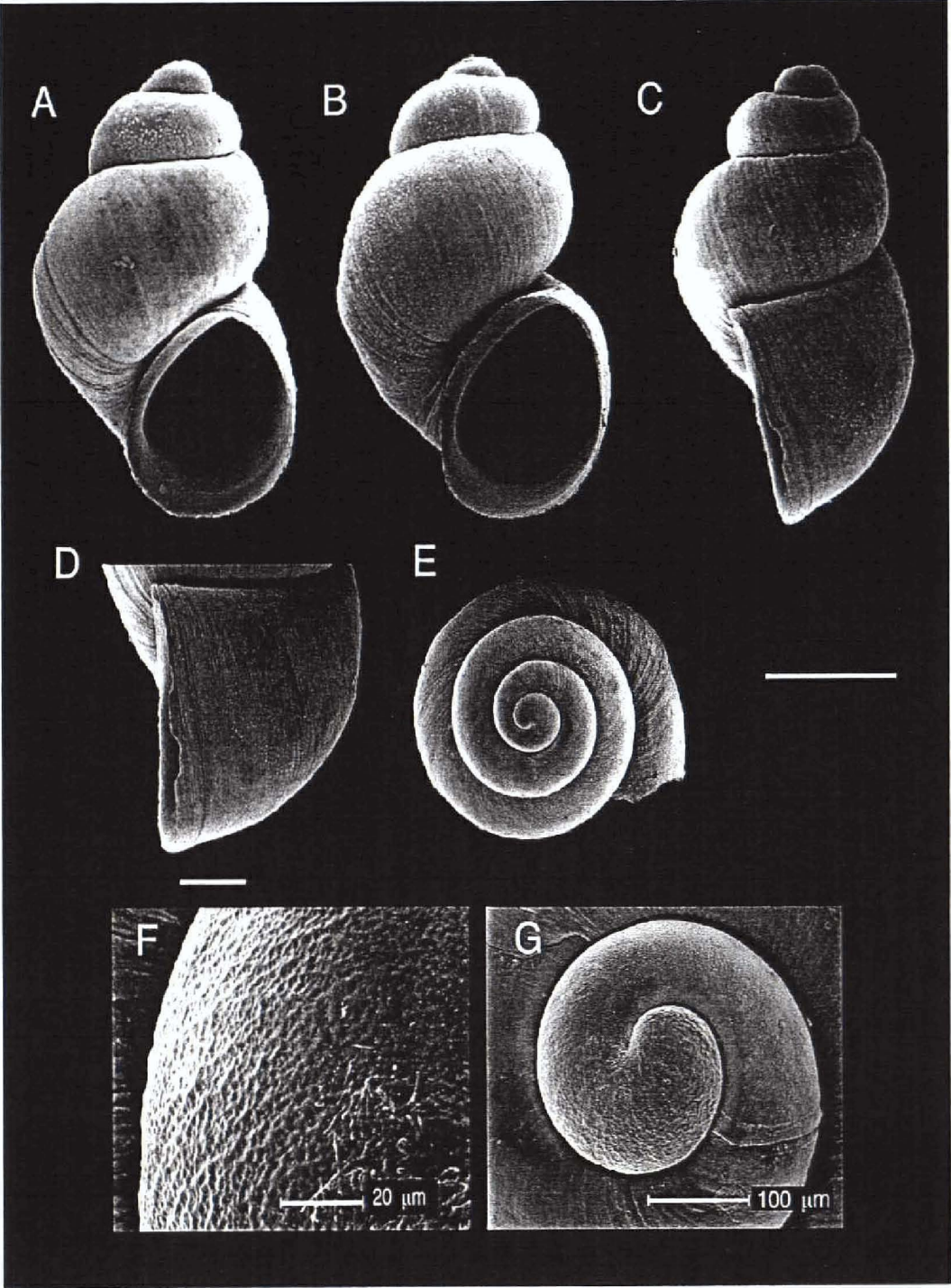


Fig. 41. Topotipos de *Islamia ateni*. A, B. Conchas de frente. C, D. Concha de perfil y detalle del perfil de la abertura. E. Vista apical. F, G. Protoconcha y microescultura. Escala de las figuras A-C y E: 500 µm; figura D: 200 µm.

grupo de especies (Figs. 41F-G). La última vuelta de la teleoconcha es muy estrecha (Fig. 41E). La abertura es frontal y ovalada. El labio interno se repliega moderadamente sobre el ombligo, que está prácticamente cerrado. El labio externo es fino, recto visto de perfil (Figs. 41C-D) y presenta una ligera variz o estrechamiento en el borde. Las conchas son transparentes y el periostraco es de color amarillento.

Opérculo (Tabla 52). El opérculo es marcadamente ovalado (Figs. 42A-C). El núcleo es excéntrico y de color amarillento. La impresión muscular que deja el pie en la cara interna del opérculo es ovalada (Fig. 42C).

Tabla 52. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes del Balneario de San Vicente, Lérida (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 4)	0,58	0,02	0,03	0,61	0,56
OW (n= 4)	0,41	0,02	0,06	0,44	0,39
OLWL (n= 2)	0,32	0,01	0,03	0,32	0,31
OLWW (n= 2)	0,20	0,04	0,19	0,22	0,17
NL (n= 2)	0,17	0,02	0,12	0,19	0,16
NW (n= 2)	0,20	0,02	0,12	0,22	0,18
OL/OW (n= 4)	1,43	0,09	0,06	1,51	1,32

Cabeza-pie. La cabeza presenta una pigmentación oscura que se extiende por detrás de los ojos hasta la mitad de los tentáculos (Fig. 43A). El morro está totalmente despigmentado, lo cual permite que el anaranjado bulbo bucal pueda ser observado por transparencia.

Sistema nervioso. Son pocos los datos disponibles dado el bajo número de ejemplares estudiados. El esófago es recto y los conectivos cerebrales son del mismo tamaño. El conectivo supraesofágico es largo. No se han podido estudiar los ganglios y conectivo del lado izquierdo. Las medidas de estos ganglios son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,14 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,06 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,05 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,11 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,5.

Pigmentación externa del manto. En general, la pared externa del cuerpo es muy oscura, salvo en la última vuelta, donde presenta una pigmentación mucho más débil.

Cavidad paleal (Tabla 53). El ctenidio está bien desarrollado y posee alrededor de 10 lamelas alargadas y bien desarrolladas, situadas muy apretadas junto al lazo que forma el recto en dicha cavidad (Fig. 43B). El osfradio es de tamaño intermedio, está

Tabla 53. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes del Balneario de San Vicente, Lérida (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Os L (n= 3)	0,15	0,01	0,07	0,16	0,14
Os W (n= 3)	0,08	0,01	0,11	0,09	0,07

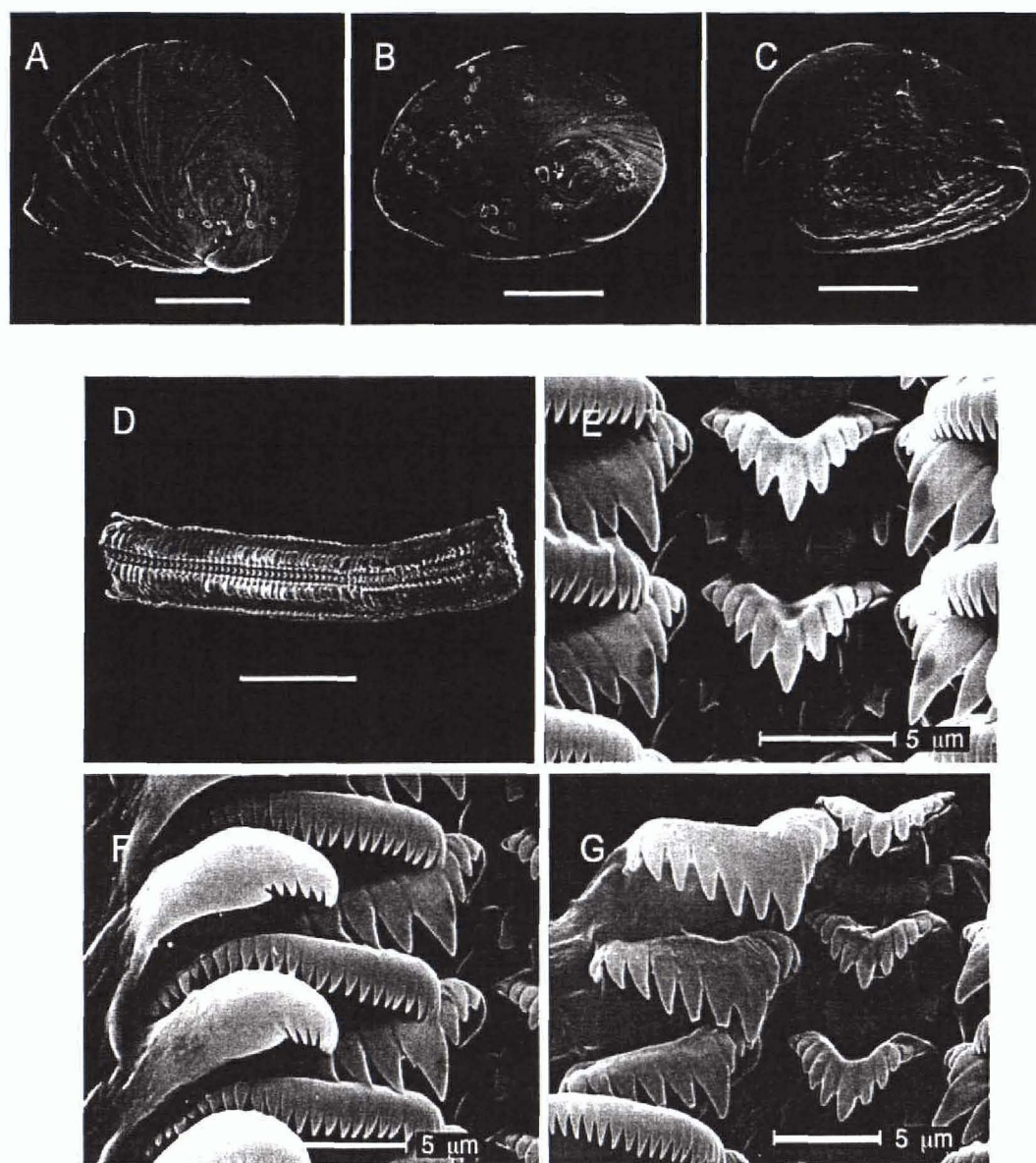


Fig. 42. Opérculos y rádula de los topotipos de *Islamia ateni*. A, B. Cara externa del opérculo. C. Cara interna del opérculo. D. Rádula completa. E. Dientes centrales. F. Dientes marginales internos y externos. G. Dientes centrales y laterales.

centrado respecto al ctenidio y es aproximadamente dos veces más largo que ancho. El ctenidio ocupa alrededor de $3/8$ de la longitud total de la cavidad paleal.

Sistema digestivo (Tabla 54). El estómago es casi tan ancho como largo (Fig. 43C) y su cámara posterior es más pequeña que la anterior. El saco del estilo es cuadrangular y sobresale notoriamente del lazo intestinal. El recto en la cavidad paleal forma un pliegue en U (Fig. 43B) que puede ser observado por transparencia a través de la concha y el ano se sitúa junto al borde del manto.

La rádula (Tabla 55) es típicamente taenioglosa, de tamaño mediano (0,21%) (Fig. 42D), y mide alrededor de $364\ \mu\text{m}$. El diente central de la rádula tiene una única cúspide basal en cada lado que apunta hacia los márgenes laterales del mismo (Fig.

Tabla 54. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes del Balneario de San Vicente, Lérida (localidad tipo).

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Ss L (n= 3)	0,27	0,01	0,02	0,28	0,27
Ss W (n= 3)	0,24	0,01	0,04	0,25	0,23
St L (n= 3)	0,40	0,07	0,18	0,45	0,32
St W (n= 3)	0,41	0,01	0,02	0,42	0,40

42E). La distancia entre ambas cúspides es aproximadamente 6,73 μ m. La lengua basal de este diente tiene forma cuadrada. Su dentículo central es afilado y posee, a cada lado, cinco pequeños y agudos dentículos. El margen superior de este diente está ligeramente excavado. El diente lateral tiene la cara rectangular y posee 5-6 dentículos a sendos lados de la cúspide central (Figs. 42F-G). Solamente el ápice de las cúspides dentales está libre mientras que el resto de cada una permanece unida en su base a las adyacentes.

Tabla 55. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	5+C+4 (5)/1-1
W diente central	~ 7 μ m
Fórmula diente lateral izdo.	6-C-3
Fórmula diente marginal interno	~ 24 cúspides
Fórmula diente marginal externo	~ 10 cúspides
L. de la rádula	\geq 364 μ m
W. de la rádula	~ 59 μ m
Nº de filas	\geq 62

Sistema genital masculino (Tabla 56). La glándula prostática es muy pequeña y redondeada (Fig. 43D) y se sitúa sobre el pliegue del recto. El vaso eferente posterior

Tabla 56. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes del Balneario de San Vicente, Lérida (localidad tipo).

(n= 1)	Media
Pr L	0,32
Pr W	0,27
P L	0,96
P W	0,18
L.p.L	0,35
L.p.W	0,10
Longitud cabeza	0,57
P L/L cabeza	1,67

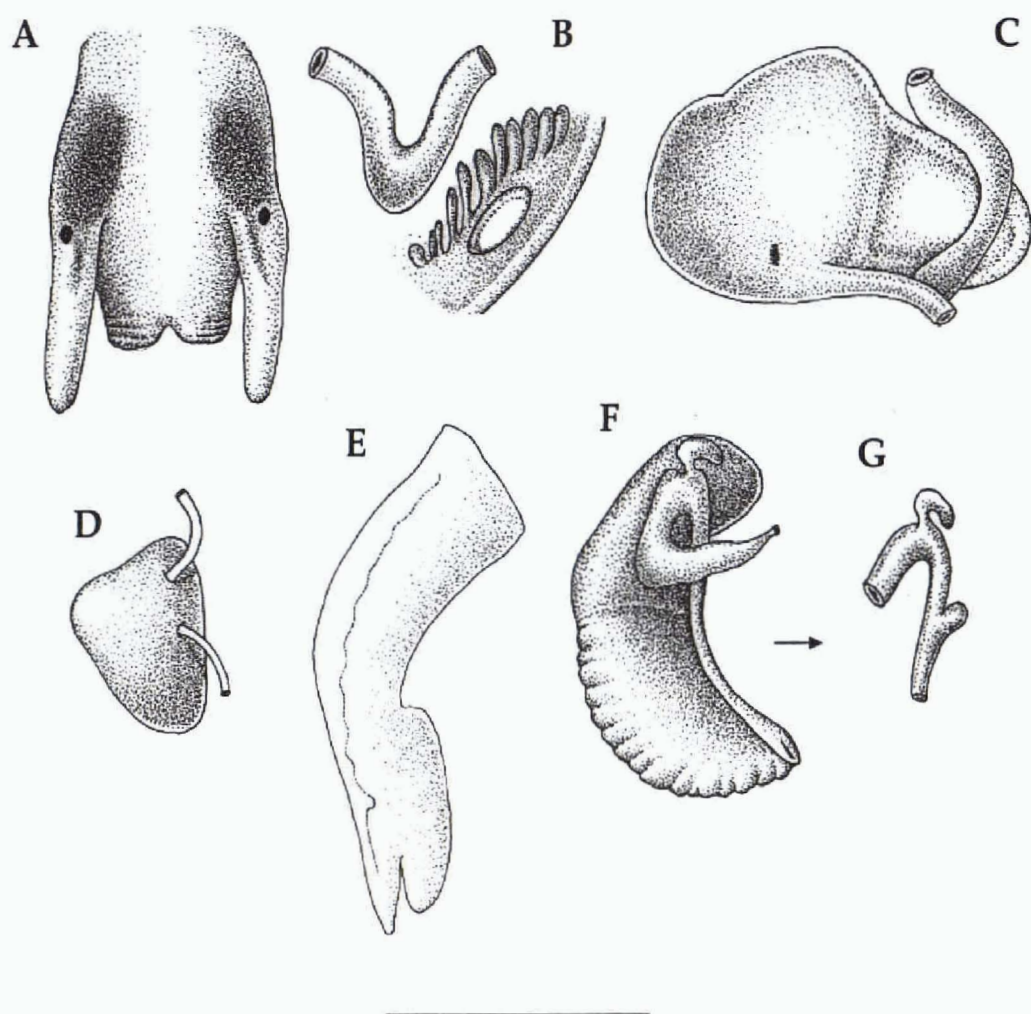


Fig. 43. Anatomía de *Islamia ateni*. A. Cabeza. B. Ctenidio, osfradio y recto en la cavidad paleal. C. Sistema digestivo anterior. D. Próstata. E. Pene. F. Sistema genital anterior femenino completo y G detalle de los receptáculos seminales. Escala: 500 µm.

penetra en el extremo posterior de la misma y el anterior parte de su zona media. El pene es largo, apuntado (Fig. 43E) y sobresale notoriamente de la región cefálica; está completamente despigmentado y posee un lóbulo redondeado situado cerca del ápice; la base del pene no está engrosada. El conducto peneal ondula a lo largo del lado convexo del mismo.

Sistema genital femenino (Tabla 57). El oviducto renal forma un pliegue de 360° (Fig. 43F). El RS1 es redondeado y sésil mientras que el RS2 es alargado y pedunculado (Fig. 43G). En posición natural ambos receptáculos reposan sobre la glándula del albumen. El oviducto paleal no presenta ningún estrechamiento en la zona que separa a la glándula del albumen y a la cápsula glandular, ésta última de mayor tamaño.

HABITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie sólo se conoce en el manantial termal que constituye la localidad tipo (Boeters, 1969): "en una pared... fluye agua caliente... que

Tabla 57. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes del Balneario de San Vicente, Lérida (localidad tipo).

(n= 2)	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Op L	0,62	0,02	0,04	0,64	0,61
Op W	0,25	0,01	0,03	0,26	0,24
G.a. L	0,21	0,03	0,14	0,23	0,19
C.g. L	0,41	0,05	0,13	0,45	0,37
RS1 L	0,07	0,04	0,54	0,10	0,04
RS2 L	0,08	0,01	0,18	0,10	0,07

huele a azufre... de forma que finalmente... se forma un diminuto arroyuelo. *M. ateni* se encuentra sólo en el arroyo nombrado... allí el agua está bastante enfriada, pero, sin embargo, siempre estaría más caliente que en los lugares de hallazgo de la *lacheinieri* (Gittenberger, según datos de Ripken)" (traducción del original en alemán). Probablemente el autor se refiere a *Microna saxatilis lacheinieri*. El descubridor de esta especie fue el profesor D. Aten pero los profesores E. Gittenberger y E. J. Ripken cedieron el material a Boeters para su estudio.

El Balneario de San Vicente ha sido profundamente alterado debido a la construcción de una carretera de forma que, en recientes visitas al mismo, no se ha podido encontrar ningún ejemplar. En la localidad más próxima a este manantial (Aristot), tan sólo se han encontrado ejemplares de *Islamia globulus globulus*. Es necesario confirmar que la localidad citada por Boeters (1988), Collegats, Lérida, se trate de una población de *I. ateni*. Se considera, por tanto, una especie probablemente extinguida.

FAUNA ACOMPAÑANTE. En la descripción original (Boeters, 1969) se menciona la aparición de *Lymnaea peregra* (citada como *Radix peregra*).

OBSERVACIONES. *Islamia ateni* se describe inicialmente como *Microna ateni* y su descripción se basa fundamentalmente, en caracteres conculológicos (Boeters, 1969). Dice así: "concha cónica-oval, lisa o adornada extensamente con costillas, brillante, transparente, color marfil; espiras cónicas con líneas laterales ligeramente convexas; ápice ligeramente saliente; 3,5-4 vueltas de espira fuertes o muy fuertemente abombadas en rápido aumento; la última vuelta está separada de la penúltima por una profunda sutura y desciende desde la penúltima hacia la abertura muy paulatinamente; la abertura es oval, apenas oblicua; el borde de la boca es continuo, fino y su pared no está pegada o lo está durante un corto tramo; la hendidura del ombligo está limitada por un callo de forma que el borde de la boca no sobresale agudamente sino que tiene forma angulosa. El opérculo es rojo-castaño; la rádula posee, en la base del diente central, unos denticulos basales sobresalientes" (traducción del original en alemán).

Islamia ateni fue distinguida de las otras especies de *Neohoratia* de la Península (actualmente *Islamia*) por "la diferente forma de la concha —las demás especies presentan conchas tan altas como anchas o incluso más anchas que altas—" (Boeters, 1969) y, concretamente de *I. globulus* además "por ser una especie estenoterma-caliente (33°C), por la ausencia de pigmentación en el pene y por la longitud del apéndice glandular del pene" (Boeters, 1988). Entre ambas especies, existen claras diferencias en cuanto a la forma y proporción de la concha. Así, *I. globulus globulus* posee conchas menos estilizadas, la última vuelta más desarrollada y la anchura y altura de la boca algo mayor. Por el contrario, y a pesar del escaso número de ejemplares disponibles de *I. ateni*, se puede afirmar que: (a) la similitud anatómica entre ambas especies es mayor que la conquiológica y (b) por lo tanto, algunos de los caracteres que permitían establecer diferencias con *I. globulus* (Boeters, 1969 y 1988) no parecen, actualmente, válidos. En primer lugar, la total despigmentación peneal descrita por Boeters (1969) también se ha observado en algunas poblaciones de *I. globulus globulus*, tal y como se mencionó anteriormente. En segundo lugar y tras el estudio de los topotipos de *I. ateni*, se ha visto que el apéndice glandular del pene (Boeters, 1969) puede llegar a ser tan alargado como el que presenta *I. globulus* (Fig. 40B; Boeters, 1988: fig. 151). Por el contrario, nuevos caracteres permiten diferenciar ambas especies: el tamaño relativo de los receptáculos seminales y de las glándulas del oviducto paleal; el tamaño de las cúspides y de la lengua basal del diente central de la rádula y la longitud general de los denticulos, mayor en *I. globulus* que en *I. ateni*.

Islamia pallida n. sp.

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo.

Holotipo (Figs. 44C, G, J, M, Ñ, O). Manantial Patones, Patones de Abajo, Madrid (UTM: 30TVL603241)

Se han estudiado y comparado algunos ejemplares de otra especie denominada por Boeters (1988) *Neohoratia* (?) *coronadoi* (originalmente *Valvata coronadoi*), cuya localidad de hallazgo coincide en parte con la de *I. pallida*. Los ejemplares estudiados son: lectotipo (MHNG) (Figs. 44A, E, H, K); paralectotipos (MHNG) (Figs. 44B, D, F, I, L, N).

Otras localidades. La distribución de esta especie está restringida a la provincia de Madrid.

Manantial en Patones. Patones de Abajo, Madrid (UTM: 30TVL603241) (localidad tipo) (5/4/1992) (D.M. y N.M.); Río Jarama, Patones, Madrid (UTM: 30TVL5824) (18/1/1989; 8/8/1989) (A.C.; A.C.). En un remanso de agua procedente del canal de La Parra, muy próximo al manantial Patones, Patones, Madrid (UTM: 30TVL603241) (2/6/1996) (B.A. y D.B.)



LOCALIDAD TIPO. Manantial Patones, Patones de Abajo, Madrid, UTM: 30TVL603241.

ETIMOLOGIA. El término "pallida" hace mención a la total ausencia de pigmentación corporal que presenta esta especie.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 58). La concha es deprimida-troquiforme o valvatiforme (Fig. 44C), más ancha que alta y tiene una media de 3,5 vueltas de espira (Fig. 44J). La última vuelta es mayor de 3/4 respecto a la longitud total de la concha y es de grosor intermedio en la región próxima a la abertura. La protoconcha tiene 1,5 vueltas de espira (Fig. 44Ñ), un anchura total de unas 349 μm y su núcleo tiene una anchura de 120 μm , aproximadamente. Como es de esperar, la protoconcha tiene la característica

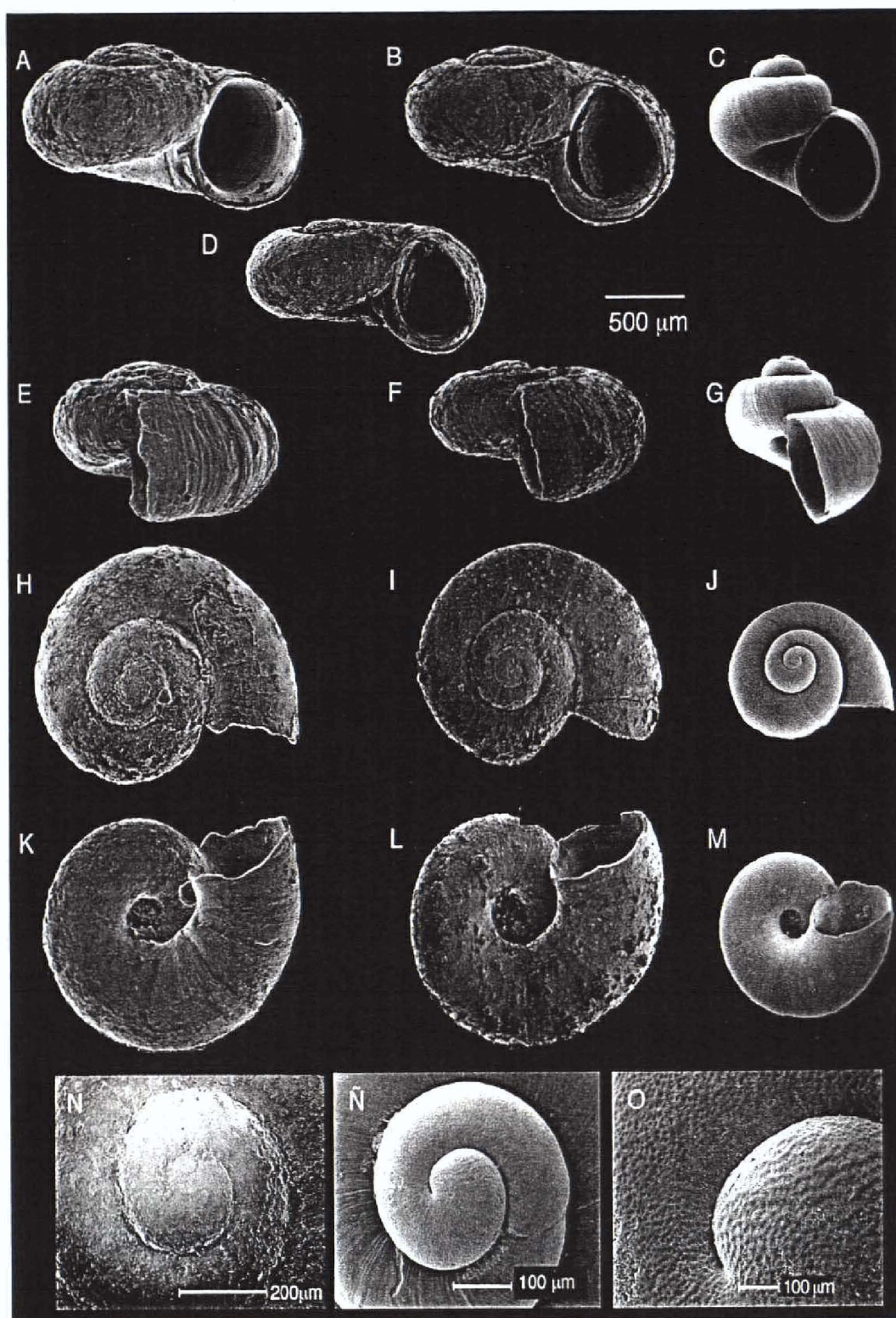


Fig. 44. Conchas de *Neohoratia* (?) *coronadoi* e *Islamia pallida*. A, E, H, K. Lectotipo de *Neohoratia* (?) *coronadoi* (MHNG). B, D, F, I, L, N. Paralectotipos de *Neohoratia* (?) *coronadoi* (MHNG). C, G, J, M, Ñ, O. Conchas de *Islamia pallida* procedentes del manantial de Patones, Madrid (localidad tipo). A-D. Conchas de frente. E-G. Conchas de perfil. H-J. Vista apical. K-M. Ombligo. N-O. Protoconcha y microescultura.

Tabla 58. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

n= 8	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
SL	1,10	0,19	0,17	1,41	0,81
SW	1,26	0,21	0,16	1,58	1,04
SL/SW	0,88	0,09	0,11	1,03	0,72
AH	0,68	0,10	0,15	0,84	0,54
LBW	0,90	0,17	0,19	1,16	0,62
WBW	0,96	0,18	0,18	1,26	0,71
AmL	0,59	0,12	0,21	0,78	0,45
AmW	0,58	0,10	0,18	0,71	0,43
WPW	0,48	0,09	0,19	0,61	0,34
WAW	0,21	0,05	0,23	0,28	0,13
NSW	3,50	0,20	0,06	3,75	3,25

microescultura punteada (Fig. 44O). La abertura es frontal y redondeada (Fig. 44C). El labio interno no se repliega sobre el ombligo, que tiene una anchura intermedia y un diámetro aproximado de 0,2 mm (Fig. 44M). El labio externo es fino y el perfil de la abertura recto (Fig. 44G).

En su hábitat natural, las conchas son de color marfil y extremadamente frágiles. Algunas presentan unas marcadas líneas de crecimiento en la teleoconcha.

Opérculo (Tabla 59). El opérculo de esta especie no ha podido ser fotografiado debido al escaso material disponible y a la fragilidad del mismo. Éste es córneo, amarillento, redondeado y posee el núcleo de la cara interna en posición prácticamente central.

Tabla 59. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 2)	0,45	0,03	0,07	0,47	0,42
OW (n= 2)	0,38	0,01	0,02	0,39	0,38
OLWL (n= 1)	0,16				
OLWW (n= 1)	0,10				
NW (n= 1)	0,25				
OL/OW (n= 2)	1,17	0,05	0,05	1,21	1,13

Cabeza-pie. En general, la cabeza está totalmente despigmentada (Figs. 45D, H), salvo algunos ejemplares en los cuales se aprecian unos puntos negros dispersos a lo largo de la línea central de los tentáculos, y una zona de gránulos blancos por detrás del lóbulo ocular. Los ejemplares adultos carecen de ojos. Las hembras de esta especie poseen un pseudopene completamente despigmentado, análogo al pene de los machos (Fig. 45H).

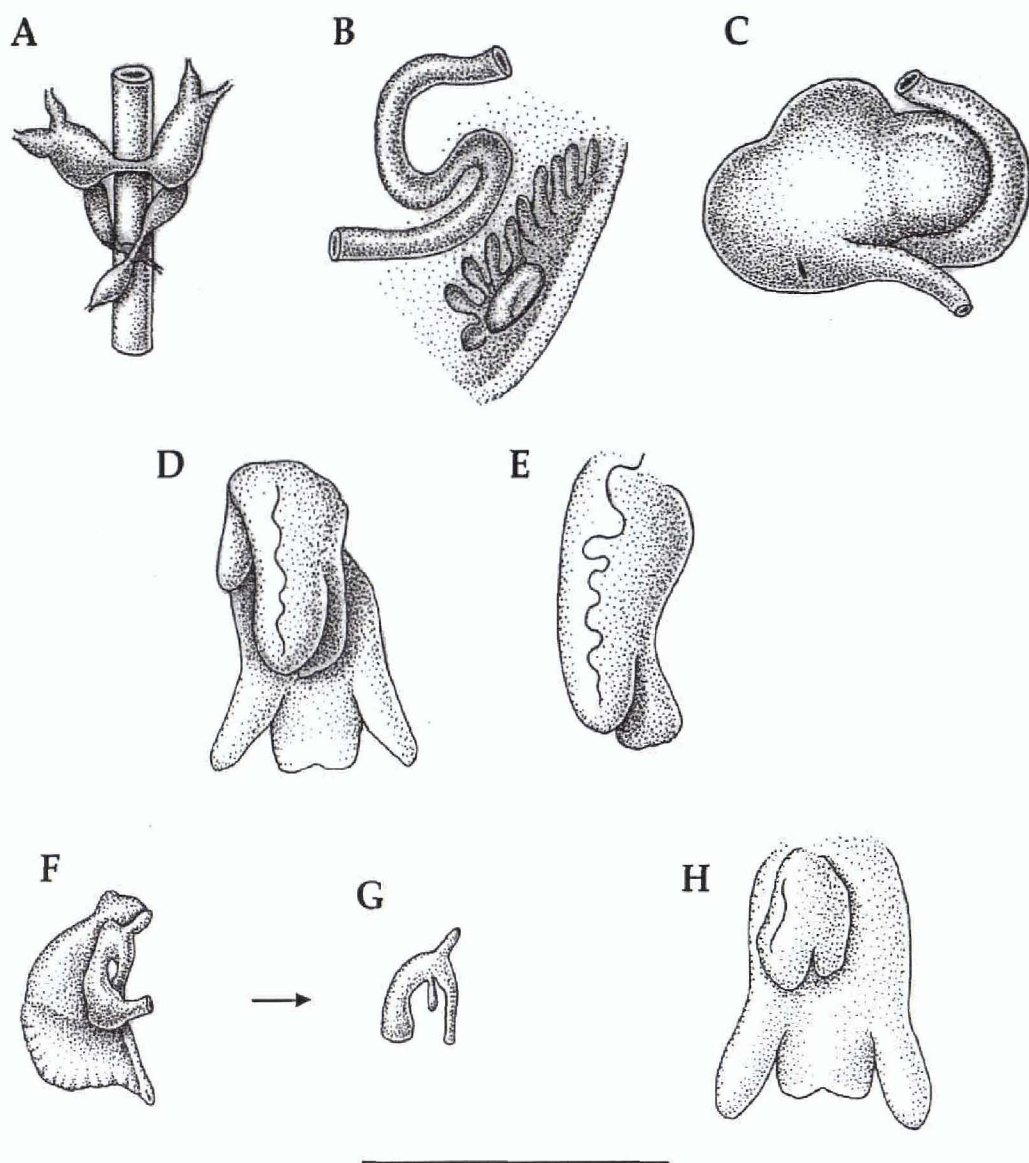


Fig. 45. Anatomía de *Islamia pallida*. A. Sistema nervioso parcial. B. Cavity paleal con ctenidio, osradio y recto. C. Sistema digestivo anterior. D. Cabeza de macho y pene. E. Detalle del pene. F. Sistema genital anterior femenino completo y G. detalle de los receptáculos seminales. H. Cabeza de hembra y pseudopene. Escala: 500 μ m.

El mesopodio presenta unas bandas longitudinales externas con puntos de color negro y un surco propodial anterior muy marcado. También en los lados del pie hay puntos de color oscuro.

Sistema nervioso. Los ganglios cerebrales izquierdo y derecho son aproximadamente del mismo tamaño (Fig. 45A). El esófago discurre perpendicular al conectivo que une ambos ganglios y, por tanto, no forma ninguna curva o lazo, tal y como sucede en otras especies de este grupo. El ganglio pleural derecho y el supraesofágico se unen por medio de un mediano y estrecho conectivo. Sin embargo, el conectivo que une los ganglios pleural izquierdo y subesofágico es mucho más corto que el anterior. El ganglio pleural izquierdo es más largo que el derecho y el subesofágico es muy pequeño. Las medidas de estas estructuras son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,14 mm; longitud

del ganglio pleural derecho: 0,06 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,10 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,04 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,05 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,08 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,01 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,42.

Epitelio externo del manto. El epitelio externo del manto está prácticamente des-pigmentado y sólo se observan en las primeras vueltas unos puntos negros pequeños y dispersos en un fondo de color crema.

Cavidad paleal (Tabla 60). El ctenidio tiene entre 9 y 10 lamelas largas y estrechas y tiene una longitud similar a la de la cavidad paleal (Fig. 60B). El osfradio ocupa una posición posterior respecto al ctenidio (Hershler y Ponder, 1998: fig. 7f). El acusado plegamiento del recto ocupa prácticamente toda la cavidad paleal.

Tabla 60. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

(n= 3)	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Os L	0,12	0,01	0,05	0,13	0,12
Os W	0,06	0,01	0,20	0,07	0,05

Sistema digestivo (Tabla 61). El recto, en la cavidad paleal, forma una curva muy cerrada en forma de S que apunta hacia la región anterior (Fig. 61B). Esta posición del recto puede ser observada a través de la concha por transparencia. El ano termina al final de la cavidad paleal, junto al borde de la misma. El saco del estilo no sobresale del lazo que a esta altura, forma el intestino. La cámara posterior del estómago es de menor tamaño que la anterior. Tanto el estómago

Tabla 61. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

(n= 3)	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Ss L	0,19	0,02	0,11	0,21	0,17
Ss W	0,18	0,02	0,12	0,20	0,16
St L	0,29	0,04	0,15	0,34	0,26
St W	0,28	0,04	0,14	0,31	0,23

como el saco del estilo son cuadrangulares (Fig. 61C). No se ha podido estudiar la rádula de esta especie dado el escaso número de ejemplares y la extrema fragilidad de la misma.

Sistema genital masculino (Tabla 62). El pene es tan largo como la cabeza y posee un lóbulo peneal redondeado y situado en posición subterminal (Fig. 45D-E). El pene está, generalmente, despigmentado (Fig. 45E) pero presenta ocasionalmente un sutil color pardo rojizo por detrás del lóbulo peneal hacia la base. El conducto peneal ondula a todo lo largo del mismo tendiendo a situarse hacia el centro del pene, aunque próximo a su borde externo. La base del pene no está ensanchada en relación al resto del pene.

Tabla 62. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Pr L (n= 1)	0,29				
Pr W (n= 1)	0,19				
P L (n= 2)	0,47	0,06	0,14	0,52	0,42
P W (n= 2)	0,18	0,01	0,04	0,18	0,17
L.p.L (n= 2)	0,07	0,03	0,37	0,09	0,05
L.p.W (n= 2)	0,10	0,01	0,10	0,11	0,10
Longitud cabeza (n= 1)	0,39				
P L/L cabeza (n= 1)	1,08				

Sistema genital femenino (Tabla 63). El conjunto de los órganos y conductos que forman la genitalia anterior femenina, son diminutos y, por tanto, difíciles de distinguir. El oviducto paleal es muy pequeño (Fig. 45F). Aproximadamente 1/3 del mismo se encuentra constreñido en la cavidad paleal, debido al gran desarrollo del recto en la misma. La cápsula glandular es menor que la glándula del albumen y el oviducto renal forma un lazo completo sobre esta última (Fig. 45F). El sistema genital anterior femenino de esta especie es similar al que presentan las demás especies de este género, es decir, carece de bursa copulatrix y presenta dos diminutos receptáculos seminales alargados y de tamaño similar que, aunque están

Tabla 63. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Op L (n= 2)	0,37	0,07	0,20	0,42	0,32
Op W (n= 2)	0,20	0,02	0,12	0,21	0,18
G.a. L (n= 1)	0,20				
C.g. L (n= 1)	0,12				
RS1 L (n= 1)	0,03				
RS2 L (n= 1)	0,03				
L pseudopene (n= 2)	0,19	0,02	0,12	0,20	0,17
L peudopene/Lcabeza (n= 2)	0,52	0,09	0,18	0,58	0,45

situados muy próximos entre sí, tienen distinto punto de origen sobre el oviducto renal (Fig. 45G). El RS2 es más estrecho que el RS1.

Como ya se mencionó anteriormente, todas las hembras estudiadas de esta especie poseen un pseudopene en la mitad central-derecha de la cabeza con una forma similar al pene masculino (Fig. 45H). Este pseudopene ocupa prácticamente la mitad de la longitud de la cabeza.

Juveniles. El día 2/6/1996 se recogieron, seis ejemplares juveniles en el canal de La Parra (Patones, Madrid), posiblemente pertenecientes a *Islamia pallida*. En esta visita no se localizó ningún individuo adulto. Es importante destacar que estos juveniles presentaban pigmentación ocular, un carácter que permanece ausente en los individuos adultos de la localidad tipo y que está asociado a hábitats intersticiales o cavernícolas. Se trata de un carácter reversible dependiente de la luminosidad del medio y por tanto, variable para cada población, tal y como se ha observado en *Pseudohauftenia azarum*.

Estos seis ejemplares juveniles se mantuvieron vivos en un acuario hasta el día 5/7/1996, es decir, hasta un mes después. El acuario se mantuvo en un incubador a una temperatura constante de 19,7°C, con aireación permanente y en completa oscuridad. Dado el diminuto tamaño de estos ejemplares y con el fin de poderlos tener bien localizados para efectuar las observaciones periódicas, se les colocó en un pequeño recipiente abierto y tapado con una malla de luz muy fina. Respecto a la alimentación de estos juveniles, se incluyeron en este recipiente conchas vacías de *Ancylus fluviatilis* recogidas en esta misma localidad y también algunas pequeñas piedras, todo ello tapizado de una capa verde de microalgas, bacterias y demás organismos.

A lo largo de un mes se observaron periódicamente estos juveniles anotando su estado de actividad y su comportamiento alimenticio. También se tomaron medidas de sus conchas en tres ocasiones. La siguiente tabla muestra los valores medios (en mm) obtenidos en los tres momentos diferentes:

	SL	SW
4/6/1996 (n= 6)	0,39	0,47
18/6/1996 (n= 2)	0,44	0,53
5/7/1996 (n= 2)	0,52	0,54

En un mes, la longitud de la concha había crecido un 75% y su anchura un 87%. En el momento de la recolección (4/6/96), apenas se apreciaba el desarrollo de la teleoconcha. Sin embargo, la fecha en la que se tomaron las siguientes medidas (18/6/96), es decir, al cabo de unos 15 días, ya se diferenciaba la sutura de la protoconcha y una incipiente teleoconcha con su microescultura claramente dife-

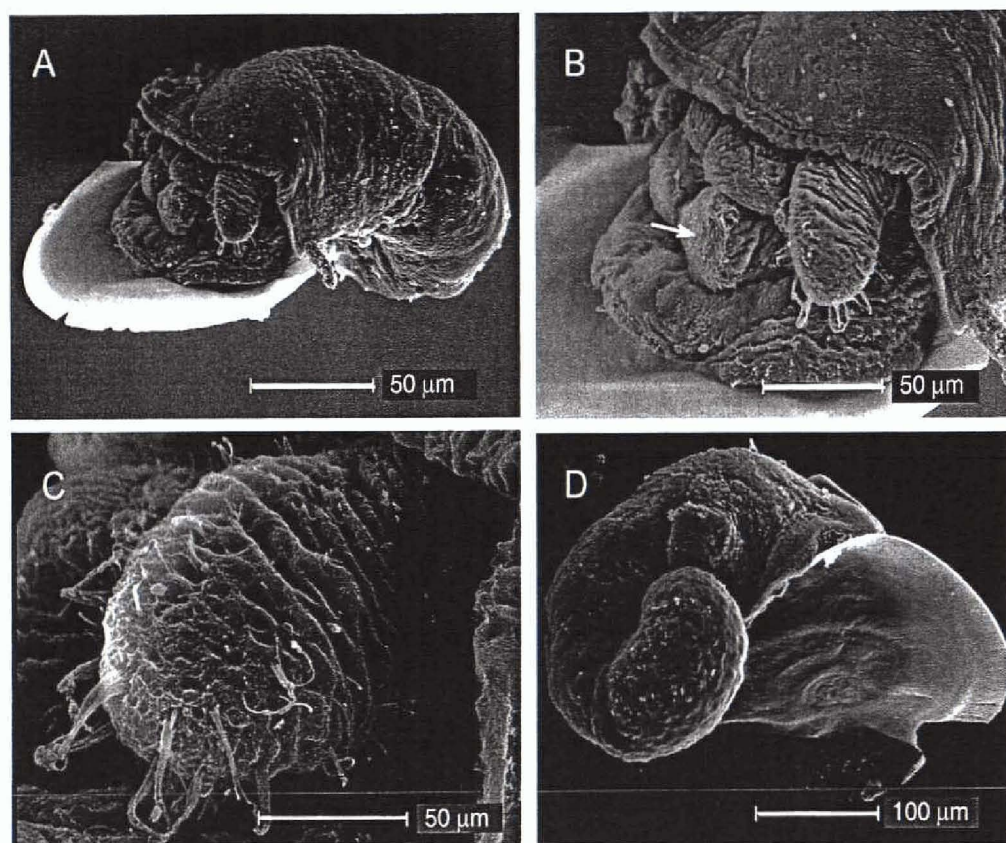


Fig. 46. Juveniles de *Islamia pallida* procedentes del Canal de La Parra. A y D. Cuerpo completo y opérculo. B. Detalle del propodio ciliado. C. Detalle de los cilios tentaculares.

renciada. La diferencia de tamaño muestral ha sido debida a la paulatina mortandad de los ejemplares.

Los juveniles eran observados a menudo alimentándose de los microorganismos que tapizaban las conchas de los *Ancylus* sp. y en plena actividad durante el día. Al cabo de un mes, el acuario se infectó con protozoos, ciliados, etc., y los dos individuos que quedaban vivos, murieron. El tamaño medio de la longitud y la anchura de la concha de estos dos ejemplares alcanzó los siguientes valores: SL: 0,52 mm; SW: 0,57 mm.

En las fotografías tomadas al MEB, se observa su diminuto tamaño (Figs. 46A, D) y detalles de la anatomía externa, como una región ciliada en el propodio y alrededor de la boca (Fig. 46B) y cilios en la punta de los tentáculos cefálicos (Fig. 46C).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie sólo es conocida en la provincia de Madrid. En el río Jarama, su hábitat es de tipo intersticial. La recogida de individuos en el río Jarama se realizó con la técnica de Karaman-Chapuis a una distancia de 75 cm de la orilla. El manantial en Patones es pequeño (20-30 cm) y surge entre hierba y juncos, junto a la orilla del río. Los juveniles fueron recogidos sobre piedras algas y musgos de un pequeño remanso de agua que procede de una fuga del canal de La Parra.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Ancylus fluviatilis*, *Lymnaea truncatula* y *Potamopyrgus antipodarum*.

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS. Éstas son escasas y están tomadas puntualmente: pH (8/8/1989): 8,3. Temperatura (5/4/1992): 12,5°C.

OBSERVACIONES. Esta especie, cuya anatomía se describe por vez primera, presenta una distribución geográfica que coincide con la descrita para *Neohoratia* (?) *coronadoi*, descrita por Bourguignat (1870) como *Valvata coronadoi*: "en los alrededores de Madrid, o, al menos, en algunos manantiales o arroyos de la provincia de Castilla La Nueva". *Neohoratia* (?) *coronadoi*, citada como muy abundante en la localidad tipo, es una especie de la cual se desconoce su anatomía y tan sólo se cuenta con una descripción original que dice así: "concha muy pequeña, muy umbilicada, muy deprimida, la forma es un poco planorbital, concha córnea, ligeramente transparente, supuestamente lisa pero, bajo la lupa, elegantemente estriada. Espira un poco convexa, en el ápice muy obtusa. Tres y media a cuatro vueltas de espira convexas-redondeadas, de crecimiento muy rápido, separadas por una sutura casi lineal en las primeras vueltas, pero que se hace profunda, como un canal hacia la última vuelta. Esta última vuelta es muy grande, dilatada hacia la abertura y perfectamente redondeada. Abertura vertical, redonda, rodeada por un peristoma derecho, agudo, ligeramente atorado en su interior, continuo o casi continuo a consecuencia del relieve de la penúltima vuelta lo que produce, a veces, un ligero achatamiento. Opérculo desconocido. Altura: 1 mm, Diámetro: 2 mm" (traducción del original en francés).

Como es evidente, hay muchas características conquiológicas muy similares con las de *Islamia pallida*: el número y la forma de las vueltas de espira, la forma de la última vuelta, el ápice obtuso, etc. Sin embargo, el tamaño y la forma general de la concha de *Neohoratia* (?) *coronadoi* son notoriamente diferentes a los de *Islamia pallida*. Las conchas de la primera especie son más grandes, achatadas —de tipo planispiral— y su anchura es doble de la longitud de la concha, tal y como se puede comprobar en las dos conchas con que se ilustra la descripción original y en los ejemplares tipo examinados (Figs. 44A, B, D, E, F, H, I, K, L). Sin embargo, las conchas de *Islamia pallida* son mucho menores, troquiformes y en ningún caso se ha observado una concha de morfología planispiral. Boeters, en su revisión de los hidróbidos peninsulares (1988), ilustra un sintipo perteneciente a la colección de Bourguignat y, aunque no añade datos nuevos para *Neohoratia* (?) *coronadoi*, excluye su pertenencia al género *Valvata*, incluyéndola en el género *Neohoratia* por su similitud con la especie ibérica, *Neohoratia schuelei* (*sensu* Boeters, 1988, actualmente *Islamia schuelei*).

Las diferencias en la forma general de la concha de los ejemplares estudiados con el sintipo de *Neohoratia* (?) *coronadoi* y la ausencia de datos anatómicos de la misma, aconsejan no incluirlos bajo esta denominación. La creación de esta nueva

especie es necesaria mientras no se descubran nuevas localidades y se pueda estudiar la anatomía de *N. (?) coronadoi* y el grado de variabilidad conquiológica y anatómica de las distintas poblaciones.

Islamia henrici sp. n.

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo: holotipo (Fig. 47B)

Otras localidades: esta especie se localiza en las provincias de Córdoba y Jaén.

Fuente de la Almarja, Parque Natural de Hornachuelos, en la carretera de Palma del Río a Hornachuelos, Córdoba (UTM: 30SUG014869) (16/4/1998) (B.A.); Arroyo del río Guadalupe, Córdoba (UTM: 30STG9788) (16/4/1998) (E.R., B.A.); Manantial en La Toba, Jaén (UTM: 30SWH3826) (24/3/1998) (E. R.; B. A.); Manantial frente al hotel "Sierra Cazorla", La Iruela, Sierra de Cazorla, Jaén (UTM: 30SWG005969) (30/4/1990, 16/4/1998) (D. M. y E. R.; B.A.); Río Madera, La Fresnedilla, Sierra del Segura, Jaén, (UTM: 30SWH3644) (E. R.); Arroyo de San Pedro, en La Nava de San Pedro, Cazorla, Jaén (UTM: 30SWG094948) (1/5/1990) (D.M. y N.M.); Acequia casa-molino en La Iruela, Jaén (UTM:30SWG0096) (30/4/1990) (D.M. y N.M).



LOCALIDAD TIPO. Fuente de la Almarja, Parque Natural de Hornachuelos, en la carretera de Palma del Río a Hornachuelos, Córdoba, UTM: 30SUG014869.

ETIMOLOGÍA. Esta especie está dedicada a mi padre, Enrique Arconada, por su ayuda y estímulo continuo.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 63). La concha es valvatiforme o deprimida-troquiforme (Figs. 47A-C) y tiene entre 3 y 3,5 vueltas de espira (Figs. 47H-I). La última vuelta ocupa aproximadamente 7/8 de la longitud total de la concha. La protoconcha ocupa algo más de una vuelta y media (Figs. 47J-K), tiene un diámetro que oscila entre 305-333 μm y su núcleo una anchura aproximada de 118 μm . Su microescultura es punteada, característica común de este grupo de especies (Fig. 47L). La abertura es frontal y muy redondeada aunque en ocasiones es oval y apunta ligeramente hacia el ombligo (Fig. 47C). El labio externo es fino y el interno se repliega moderadamente sobre el ombligo, que es de tamaño mediano y tiene un diámetro entre 0,18-0,22 mm (Figs. 47F-G). De perfil, la abertura es recta (Figs. 47D-E).

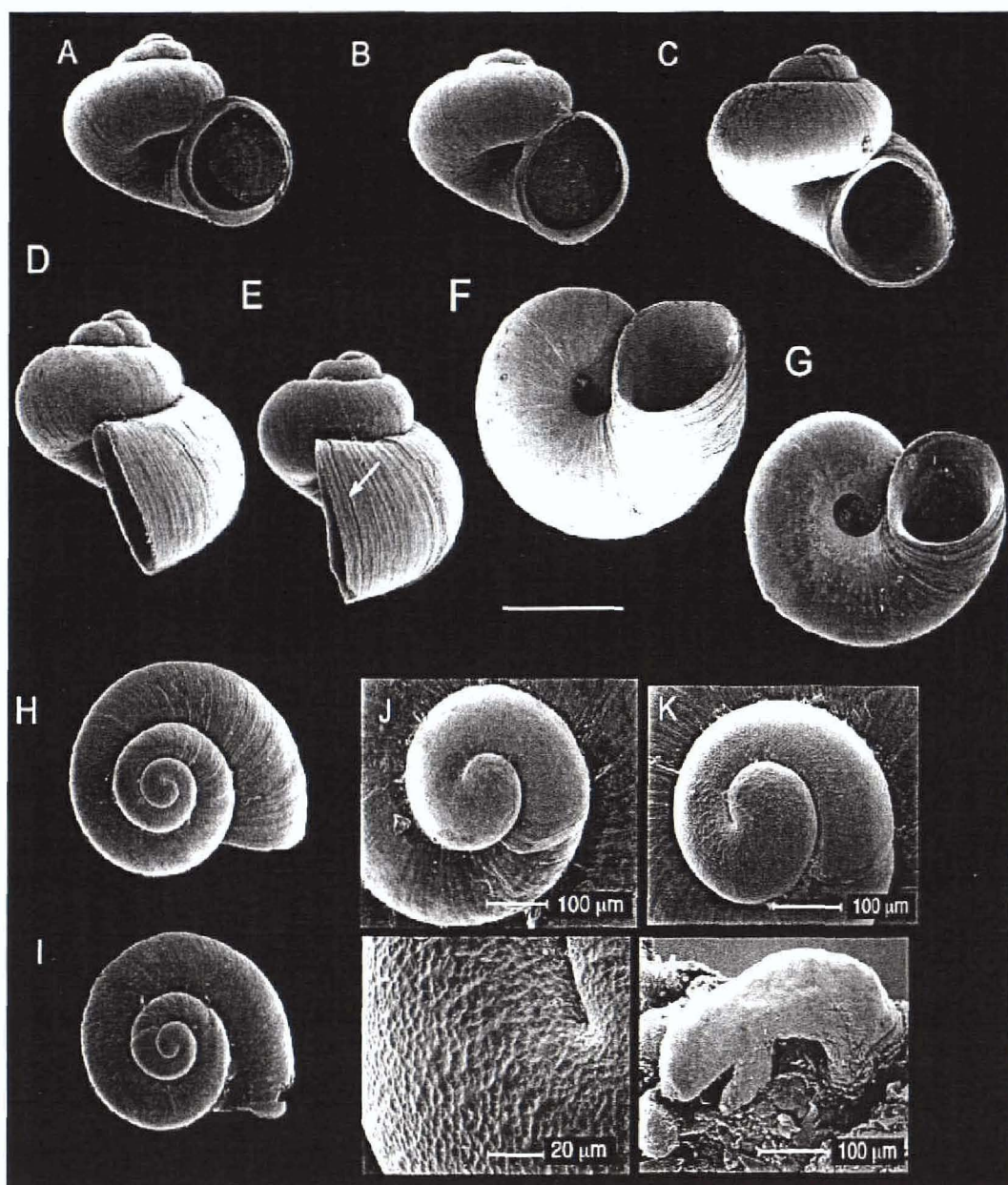


Fig. 47. Conchas y pene de *Islamia henrici*. A, E, G, H, K, L. Conchas procedentes de la localidad de La Iruela, Jaén. B, C, D, F, I, J, M. Conchas y pene de ejemplares procedentes de Hornachuelos, Córdoba. B. Holotipo. A, B y C. Conchas de frente. D y E. Conchas de perfil. La flecha señala el adelgazamiento de la abertura. F y G. Ombligo. H, I. Vista apical de la concha. J, K y L. Protoconcha y microescultura. M. Pene. Escalas de las figuras A-I: 500 µm.

Se observa en un gran número de ejemplares de la población de La Iruela, una variz cerca del final de la última vuelta, es decir, próxima a la abertura (Fig. 47E). Esta variz, si bien no tan marcada como en *Tarraconia gasulli*, forma un "surco" en el labio externo de la concha. Las conchas de todas las poblaciones son transparentes lo que permite observar el pliegue intestinal a través de las mismas.

Opérculo (Tabla 64). El opérculo es ovalado, amarillento, paucispiral y presenta un núcleo redondeado situado en el centro (Figs. 48A-C). La forma de la impresión muscular en su cara interna es redondeada (Figs. 48B-C).

Tabla 63. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Hornachuelos, Córdoba (localidad tipo); 2- La Iruela, Jaén.

	1	2
	Media \pm S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 15)	Media \pm S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 7)
SL	0,84 \pm 0,07; 0,09 (1,00-0,73)	0,85 \pm 0,08; 0,09 (1,00-0,75)
SW	1,07 \pm 0,12; 0,11 (1,28-0,88)	1,09 \pm 0,06; 0,06 (1,15-0,97)
SL/SW	0,78 \pm 0,04; 0,05 (0,84-0,72)	0,78 \pm 0,06; 0,08 (0,91-0,71)
AH	0,61 \pm 0,04; 0,07 (0,70-0,53)	0,59 \pm 0,02; 0,04 (0,61-0,55)
LBW	0,72 \pm 0,05; 0,08 (0,81-0,61)	0,74 \pm 0,07; 0,10 (0,87-0,63)
WBW	0,73 \pm 0,08; 0,11 (0,88-0,58)	0,74 \pm 0,05; 0,06 (0,80-0,65)
AmL	0,56 \pm 0,05; 0,09 (0,65-0,46)	0,50 \pm 0,03; 0,07 (0,57-0,47)
AmW	0,51 \pm 0,04; 0,09 (0,58-0,41)	0,46 \pm 0,02; 0,05 (0,50-0,42)
WPW	0,36 \pm 0,04; 0,11 (0,43-0,30)	0,34 \pm 0,03; 0,10 (0,37-0,30)
WAW	0,14 \pm 0,02; 0,13 (0,18-0,11)	0,14 \pm 0,01; 0,08 (0,15-0,12)
NSW	3,10 \pm 0,21; 0,07 (3,50-2,75)	3,42 \pm 0,12; 0,03 (3,50-3,25)

Tabla 64. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de: 1- Hornachuelos, Córdoba (localidad tipo); 2- fuente en La Iruela, Jaén.

	1	2
	Media \pm S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 5)	Media (n= 1)
OL	0,52 \pm 0,01; 0,02 (0,54-0,50)	0,55
OW	0,43 \pm 0,02; 0,06 (0,48-0,41)	0,45
OLWL	0,17 \pm 0,02; 0,13 (0,20-0,15)	0,15
OLWW	0,13 \pm 0,01; 0,08 (0,14-0,11)	0,13
NL	0,27 \pm 0,02; 0,10 (0,29-0,23)	0,27
NW	0,29 \pm 0,02; 0,08 (0,32-0,27)	0,30
OL/OW	1,20 \pm 0,08; 0,06 (1,28-1,08)	1,22

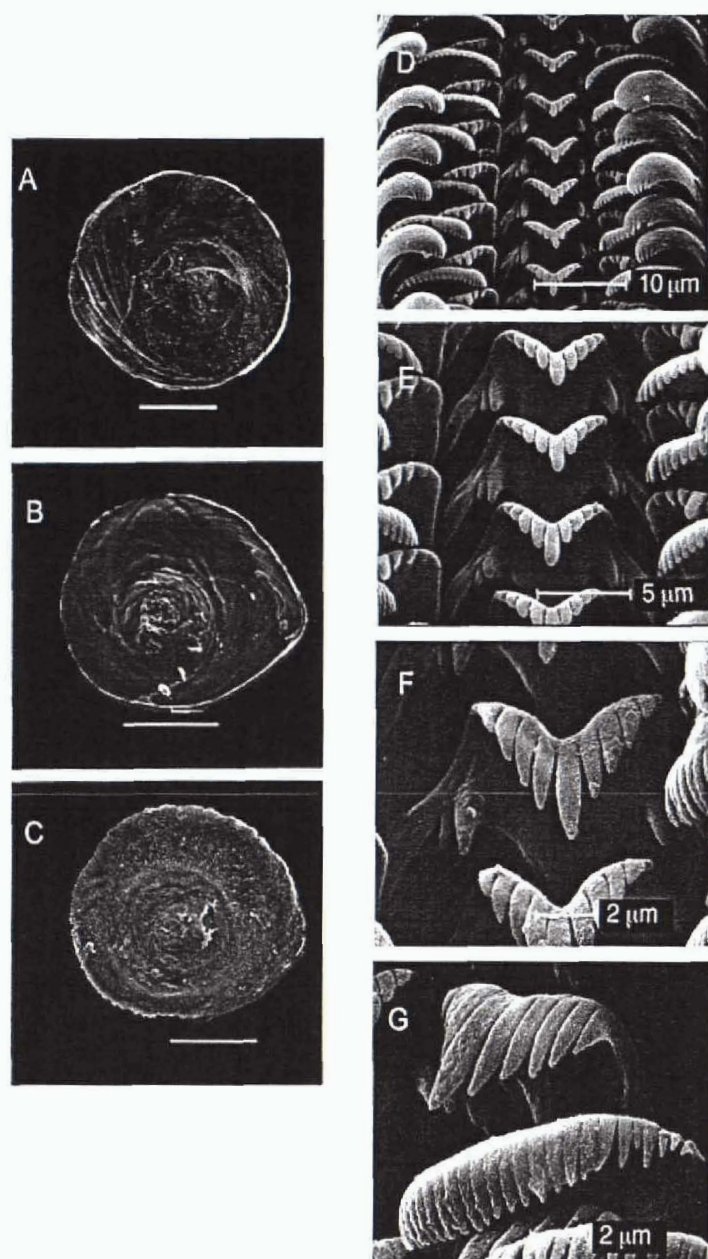


Fig. 48. Opérculos y rádulas de *Islamia henrici*. A, B, D, E, F y G. Conchas y rádulas de la localidad de Hornachuelos, Córdoba. C. Opérculo de la localidad de La Iruela, Jaén. A. Cara externa del opérculo. B, C. Cara interna del opérculo. D. Filas transversales de dientes de la rádula. E y F. Dientes centrales. G. Dientes lateral y marginal interno. Escala figuras A-C: 200 µm.

Cabeza-pie. Los tentáculos están prácticamente despigmentados salvo en su base y en una zona anterior al ojo (Figs. 49A,F). En los individuos más coloreados, se presentan una franja oscura central que alcanza únicamente la mitad del tentáculo. La cabeza está, en conjunto, prácticamente despigmentada. Por detrás del lóbulo ocular existe una tenue y poco uniforme pigmentación que forma dos bandas paralelas que discurren hacia el extremo posterior de la cabeza. El bulbo bucal se transparenta de color anaranjado a través del morro. Los laterales de la cabeza en dirección al pie se encuentran también "salpicados" de forma dispersa por puntos negros grandes y redondeados.

Las hembras de la población de Hornachuelos (Córdoba), presentan un nódulo nuchal de color oscuro inserto en la mitad derecha de la cabeza (Fig. 49A). Este nódulo nuchal es pequeño y, comparado con el tamaño de la cabeza, es alrededor de seis veces más pequeño que el pene masculino y mide aproximadamente el 20% de la longitud de la cabeza (Tabla 76).

Sistema nervioso. El esófago discurre recto a la altura de los conectivos cerebrales pero, posteriormente, forma una pequeña onda (Fig. 49B). Los dos ganglios cerebrales tienen un tamaño similar entre sí. El conectivo supraesofágico es de tamaño mediano. El ganglio supraesofágico es grande y redondeado. No se ha podido estudiar ni el conectivo ni el ganglio subesofágico. Las medidas son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,15 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,04 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,06 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,05 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,02 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,14.

Pigmentación externa del manto. El color del manto varía ligeramente entre los distintos ejemplares estudiados. A veces el cuerpo se ve blanquecino con unas manchas dispersas de color oscuro; otras veces, el manto presenta un color gris que en algunas zonas, como en las primeras vueltas, es más intenso. En el menor de los casos el manto puede ser muy oscuro tal y como sucede en los ejemplares estudiados de la población de La Toba.

Cavidad paleal (Tabla 65). En esta especie parece existir una tendencia muy acusada a la reducción en el número y el tamaño de las lamelas del ctenidio (Fig. 49C). Normalmente encontramos entre cinco y seis pequeñas lamelas aunque algunos ejemplares no presentan ninguna. El osfradio es ovalado, de tamaño intermedio, presenta una posición central respecto al ctenidio y es dos veces más largo que ancho.

Tabla 65. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Hornachuelos, Córdoba (localidad tipo); 2- fuente en La Iruela, Jaén.

	Total	1	2
	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 7)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 4)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 3)
OL	0,15 ± 0,03; 0,21 (0,21-0,12)	0,13 ± 0,02; 0,12 (0,16-0,12)	0,17 ± 0,04; 0,22 (0,21-0,14)
OW	0,08 ± 0,01; 0,16 (0,11-0,07)	0,08 ± 0,01; 0,07 (0,08-0,07)	0,08 ± 0,02; 0,24 (0,11-0,07)

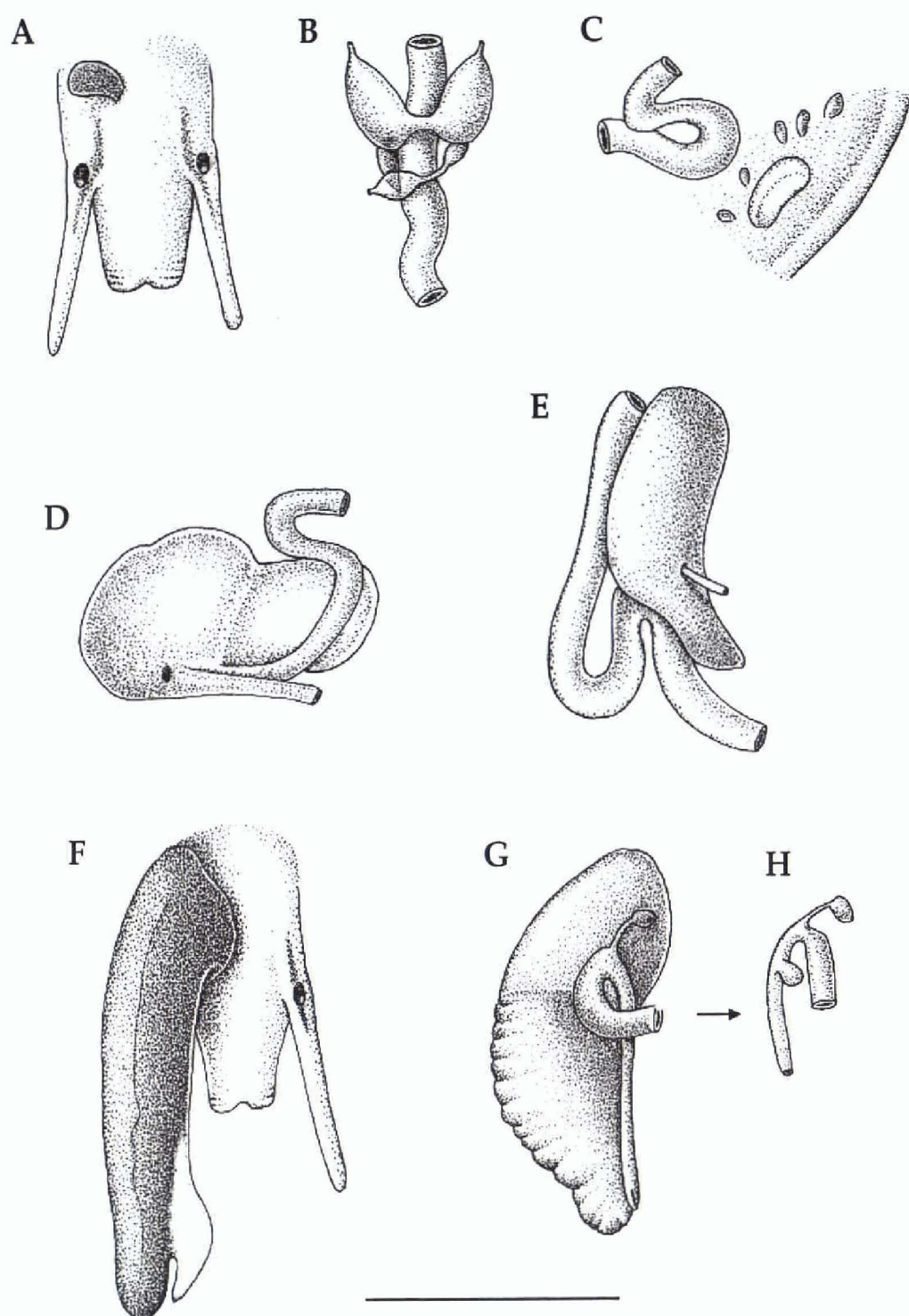


Fig. 49. Anatomía de *Islamia henrici*. A. Cabeza de hembra y nódulo nuchal. B. Sistema nervioso parcial. C. Cavidad palcal con ctenidio, osradio y recto. D. Sistema digestivo anterior. E. Próstata. F. Cabeza de macho y pene. G. Sistema genital anterior femenino completo y H detalle de los receptáculos seminales. Escala: 500 μ m.

Sistema digestivo (Tabla 66). El ano se sitúa muy próximo al borde del manto en los ejemplares de las poblaciones de Jaén pero algo más retirado en los de Córdoba. El recto, a la altura de la cavidad del manto, se dispone formando una curva muy pronunciada en S que apunta hacia la región anterior (Fig. 49C). La cámara posterior del

estómago es igual o de inferior tamaño a la cámara anterior. El saco del estilo sobresale por delante del lazo intestinal (Fig. 49D).

Tabla 66. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1- Hornachuelos, Córdoba (localidad tipo); 2- fuente en La Iruela, Jaén.

	Total	1	2
	Media \pm S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 4)	Media (n= 1)	Media \pm S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 3)
Ss L	0,27 \pm 0,01; 0,04 (0,29-0,27)	0,29	0,27 \pm 0,01; 0,05 (0,29-0,27)
Ss W	0,21 \pm 0,03; 0,15 (0,28-0,19)	0,28	0,21 \pm 0,03; 0,16 (0,25-0,19)
St L	0,32 \pm 0,03; 0,09 (0,36-0,26)	0,26	0,33 \pm 0,02; 0,07 (0,36-0,32)
St W	0,28 \pm 0,03; 0,13 (0,33-0,19)	0,19	0,28 \pm 0,04; 0,16 (0,33-0,24)

La rádula (Tabla 67) es típicamente taenioglosa, de tamaño mediano (0,22%) y su diente central posee dos cúspides basales grandes a cada lado (Figs. 48D-F). Ambas cúspides son rectas y verticales y no apuntan, como sucede en otras especies, ni hacia los márgenes laterales ni hacia la lengua basal. La distancia entre las internas es aproximadamente de 7 μ m. Este diente posee un dentículo o cúspide central muy alargado y apuntado y, a los lados de éste, cuatro largas cúspides. La lengua basal tiene una acusada forma de V. El margen superior del diente central es marcadamente cóncavo. Las cúspides del diente lateral son muy alargadas y afiladas (Fig. 48G).

Tabla 67. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo

Fórmula diente central	4+C+4/2-2
W diente central	~ 5,6 μ m
Fórmula diente lateral dcho.	5-C-3
Fórmula diente marginal interno	\geq 24 cúspides
Fórmula diente marginal externo	\geq 9 cúspides
L de la rádula	~ 193 μ m
W de la rádula	~ 46 μ m

Sistema genital masculino (Tabla 68). La próstata presenta un adelgazamiento muy característico en la región anterior (Fig. 49E) y menos de la mitad se encuentra situada en el interior de la cavidad paleal. Como en todas las demás especies, se sitúa adyacente al recto. La vesícula seminal solapa a la cámara posterior del estómago. El

pene es muy largo —más que la cabeza— y presenta un lóbulo redondeado o alargado situado en posición subterminal (Figs. 47M y 49F). La pigmentación de este órgano es muy característica de esta especie ya que tiene puntos de color naranja en toda su extensión. Sin embargo, en la localidad tipo (Hornachuelos, Córdoba), es también frecuente encontrar penes pigmentados de color negro. El conducto peneal ondula ligeramente a lo largo del mismo. Se encuentra situado próximo al margen lateral externo del pene pero tiende a situarse también cerca del centro. La base del pene es de tipo mediano y apenas se diferencia del resto.

Tabla 68. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Hornachuelos, Córdoba (localidad tipo); 2- fuente en La Iruela, Jaén.

	Total	1	2
	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)
Pr. L		0,50 (n= 1)	0,51 ± 0,12; 0,23 (0,59-0,42) (n= 2)
Pr. W		0,21 (n= 1)	0,23 ± 0,03; 0,13 (0,25-0,21) (n= 2)
P L	0,76 ± 0,19; 0,25 (1,13-0,50) (n= 9)	0,66 ± 0,23; 0,34 (0,82-0,50) (n= 2)	0,79 ± 0,19; 0,24 (1,13-0,57) (n= 7)
P W	0,18 ± 0,03; 0,20 (0,24-0,13) (n= 9)	0,16 ± 0,01; 0,09 (0,17-0,15) (n= 2)	0,18 ± 0,04; 0,22 (0,24-0,13) (n= 7)
L.p. L	0,14 ± 0,05; 0,33 (0,24-0,08) (n= 9)	0,11 ± 0,03; 0,25 (0,13-0,09) (n= 2)	0,15 ± 0,05; 0,03 (0,24-0,08) (n= 7)
L.p. W		0,07 ± 0,02; 0,32 (0,08-0,05) (n= 2)	
Longitud cabeza	0,66 ± 0,20; 0,30 (1,14-0,45) (n= 9)	0,51 ± 0,09; 0,17 (0,57-0,45) (n= 2)	0,71 ± 0,21; 0,29 (1,14-0,55) (n= 7)
P L/L cabeza	1,21 ± 0,38; 0,31 (1,83-0,59) (n= 9)	1,35 ± 0,68; 0,50 (1,83-0,87) (n= 2)	1,16 ± 0,33; 0,28 (1,55-0,59) (n= 7)

Sistema genital femenino (Tabla 69). El oviducto renal forma un círculo abierto de 360° que se apoya sobre el oviducto paleal (Fig. 49G). Al igual que en resto de las especies del género *Islamia*, esta especie carece de bursa copulatrix y posee dos receptáculos seminales que surgen en diferentes puntos del oviducto renal. El RS1 es alargado, estrecho, pedunculado y se apoya sobre la glándula del albumen (Fig. 49H), mientras que el RS2 es pequeño, redondeado y está sentado sobre el oviducto aunque, en ocasiones, puede ser alargado y estrecho. En la población de La Iruela, el RS1

es ligeramente mayor que el de la localidad de Hornachuelos, mientras que, por el contrario, el RS2 es menor.

El oviducto paleal es más largo en la población de La Iruela y presenta frecuentemente en esta última localidad, un estrechamiento en el margen adyacente al recto, por encima de la cápsula glandular, que es una característica descrita en el género *Neohoratia* (Boeters, 1988). En la localidad de Hornachuelos no se aprecia este estrechamiento (Fig. 49G). La cápsula glandular, frecuentemente teñida de color amarillento, constituye algo más de la mitad de la longitud del oviducto paleal.

Tabla 69. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Hornachuelos, Córdoba (localidad tipo); 2- fuente en La Iruela, Jaén.

	Total	1	2
	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)
Op L	0,68 ± 0,16; 0,23 (0,89-0,47) (n= 6)	0,56 ± 0,10; 0,18 (0,67-0,47) (n= 3)	0,80 ± 0,10; 0,12 (0,89-0,69) (n= 3)
Op W	0,22 ± 0,04; 0,18 (0,28-0,17) (n= 6)	0,22 ± 0,05; 0,21 (0,28-0,20) (n= 3)	0,21 ± 0,03; 0,17 (0,24-0,17) (n= 3)
G.a. L	0,25 ± 0,06; 0,25 (0,33-0,15) (n= 5)	0,22 ± 0,06; 0,26 (0,27-0,15) (n= 3)	0,30 ± 0,03; 0,10 (0,33-0,28) (n= 2)
C.g. L	0,39 ± 0,09; 0,23 (0,53-0,22) (n= 5)	0,34 ± 0,05; 0,15 (0,40-0,31) (n= 3)	0,45 ± 0,12; 0,27 (0,53-0,36) (n= 2)
RS1 L	0,10 ± 0,03; 0,35 (0,18-0,07) (n= 7)	0,09 ± 0,01; 0,11 (0,10-0,08) (n= 3)	0,11 ± 0,05; 0,45 (0,18-0,07) (n= 4)
RS1 W		0,03 ± 0,00; 0,21 (0,03-0,02) (n= 3)	
RS2 L	0,05 ± 0,01; 0,21 (0,07-0,04) (n= 6)	0,06 ± 0,00; 0,10 (0,06-0,05) (n= 3)	0,05 ± 0,01; 0,31 (0,07-0,04) (n= 3)
RS2 W		0,03 ± 0,01; 0,46 (0,05-0,02) (n= 3)	
L nódulo nocal		0,11 ± 0,00; 0,00 (0,11-0,11) (n= 2)	
L nódulo nocal/ L cabeza		0,22 ± 0,01; 0,04 (0,23-0,22) (n= 2)	

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie se localiza en las provincias de Jaén y Córdoba. En la población que se encuentra en la fuente situada frente al hotel “Sierra

Cazorla", esta especie se encuentra sobre musgos y hepáticas. También se encuentra en las zonas de agua remansada en la acequia casa-molino de la Iruela. En Hornachuelos se localiza en las hojas y piedras de los remansos del río y entre la vegetación remanente de la fuente en donde se ha localizado.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium casertanum*, *P. personatum*, *Lymnaea truncatula*, *Ancylus fluviatilis* y *Pseudamnicola* sp.

OBSERVACIONES. Esta especie se distingue de las otras del género *Islamia* en la Península por, la presencia de un ctenidio muy poco desarrollado, por el adelgazamiento anterior de la próstata —rasgo observado por única vez en este género— por el color anaranjado de los penes masculinos y por la forma general de la concha. Sin embargo, también existen diferencias entre las poblaciones de Córdoba y Jaén que residen fundamentalmente en el estrechamiento del oviducto paleal de las hembras de Jaén y en la presencia de un nódulo nucal en la cabeza de las hembras de Hornachuelos. A pesar de estas diferencias, se ha optado por no separar ambos grupos de poblaciones, suponiendo que se trata de una especie con una amplia área de distribución —ocuparía una franja extensa de Sierra Morena y norte de los sistemas montañosos andaluces—. Podrían existir poblaciones intermedias de esta especie aún no localizadas de forma que, las diferencias anatómicas intraespecíficas anteriormente citadas, corresponderían a las poblaciones situadas en los límites de su área de distribución. Por otra parte, no ha sido posible contrastar los resultados moleculares de ambos grupos poblacionales ya que no se dispuso de ejemplares de Jaén en buen estado de conservación.

Esta especie es muy poco abundante en las localidades en donde fue hallada. Probablemente se encuentre en peligro de extinción. En recientes visitas realizadas a la zona no ha podido ser colectado ningún ejemplar en las fuentes anteriormente mencionadas. En el caso del manantial del hotel "Sierra de Cazorla", que constituía el lugar de mayor abundancia de ejemplares, hemos comprobado que el lugar ha sido transformado de forma que se ha canalizado el agua del manantial con unas tuberías de plástico. Estas tuberías han secado por completo toda el terreno por donde el agua discurría libremente desde el manantial hasta la balsa y que constituía el hábitat natural de esta especie. En Hornachuelos, sólo ha podido ser recientemente colectada en una fuente nueva (fuente de la Almarja, localidad tipo) pero no en el primer lugar de hallazgo, es decir, en un arroyo del río Guadalora.

Islamia aitanica n. sp.

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo: Holotipo (Fig. 50A).

Otras localidades.: Esta especie ha sido encontrada en las provincias de Valencia y Alicante.

Fuente Lapica, Las Viñuelas, Valencia (UTM: 30SXJ7155) (28/5/1998) (B.A. y J.A.); La Granata, Tabernes de La Valldigna, Valencia (UTM: 30SYJ358302) (21/3/1994, 27/5/1998) (E.R., B.A. y J.A.); Font des Gamellons, Onteniente, Valencia (UTM: 30SXH975942) (5/10/1994, 29/5/1998) (E.R., B.A.); Font Gaspar, Beniganim, Valencia (UTM: 30SYJ2113) (5/4/1994, 29/5/1998) (E.R., B.A. y J.A.); Font del Pi, Beniganim, Valencia (UTM: 30SYJ2113) (5/4/1994) (E.R.); Font de Gamello, Cuatretonda, Valencia (UTM: 30SYJ2514) (1/4/1994) (G.T.); Nacimiento de La Mina, Jarafuel, Valencia (UTM: 30SXJ645341) (28/5/1998) (B.A. y J.A.); Fuente Flores, Requena, Valencia (UTM: 30SXJ615725) (29/3/1992) (G.T.) MNCN.15.05/33263, (27/5/1998) (B.A. y J.A.) MNCN.15.05/33289; Fuente El Tollo, Requena, Valencia (UTM: 30SXJ671513) (5/5/1994) (E. R.); Font del Moro, Fonts de L'Algar, Callosa d'en Sarriá, Alicante (UTM: 30SYH527831) (30/5/1998) (B.A. y J.A.); Fuente Reyinyosa, Bolulla, Alicante (UTM: 30SYH5185) (30/4/1994, 30/5/1998) (E.R., B.A. y J.A.); Fuente de Moli Montes, Agres, Alicante (UTM: 30SYH1595) (3/5/1994) (E.R.); Torremanzanas, Alicante (localidad tipo) (UTM: 30SYH2476) (3/5/1994) (E. R.); Font de Azut, Alfajar, Alicante (UTM: 30SYH12394) (4/5/1994, 29/5/1998) (E.R., B.A. y J.A.).



Otras localidades aún sin confirmar, en las que posiblemente se encuentre esta especie son las siguientes (E. Rolán, com. pers.):

Carretera de Canals a Ayora, entre Navalón de Arriba y Navalón de Abajo, Valencia (UTM: XJ81); Quesa, Valencia (UTM: XJ93); Bocairent, Valencia (UTM: YH09); Fuente El Forato, Benimantel Alicante (UTM: YH48); Mario-la, Alicante (UTM: YH18); Parcent, carretera de Parcent a Benichembla, Alicante (UTM: YH59); A la salida de Saló, carretera de Alcoy a Villena, Alicante (UTM: YH18); Planes, carretera de Alcoy a Pego, Alicante (UTM: YH39); A 2 km de La Cerroja, carretera de Alcoy a Pego, Alicante (UTM: YJ30); Peñaguila, carretera de Alcoy a Callosa de la Sierra, Alicante (UTM: YH38); A la salida de Peñaguila en dirección a Benilloba, Alicante (UTM: YH38).

LOCALIDAD TIPO. Torremanzanas, Alicante, UTM: 30SYH2476.

ETIMOLOGÍA. El nombre de "aitanica" deriva de Aitana, sierra alicantina situada entre los términos de Bolulla y Castelló.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 70). La concha es de tipo troquiforme-deprimido o valvatiforme (Figs. 50A-B) y tiene la última vuelta de espira muy desarrollada (Figs. 50D-E). La protoconcha presenta la típica microescultura punteada como la que presentan todos los géneros de este grupo (Figs. 50J-K) y tiene 1,5 vueltas de espira, aproximadamente (Figs. 50G-H). Su diámetro mide alrededor de 300 μm y su núcleo 104 μm , aproximadamente. En ocasiones se observa una variz engrosada en la sutura que separa la protoconcha de la teleconcha (Figs. 50H-I). La abertura es frontal y redondeada, aunque con una cierta angulación en su borde superior. El labio interno apenas se repliega sobre el ombligo que es de tamaño intermedio y mide alrededor de 126 μm (Fig. 50F). El labio externo, en ocasiones, se adelgaza en el extremo de la abertura (Fig. 50D) y presenta un perfil recto (Fig. 50C).

Tabla 70. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedente de: 1- Callosa d'en Sarriá, Alicante; 2- Requena (Fuente Flores), Valencia.

	1	2
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 21)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 10)
SL	0,96 \pm 0,06; 0,06 (1,07-0,83)	1,35 \pm 0,17; 0,13 (1,53-0,97)
SW	1,08 \pm 0,08; 0,08 (1,24-0,83)	1,33 \pm 0,14; 0,11 (1,58-1,06)
SL/SW	0,89 \pm 0,10; 0,11 (1,26-0,83)	1,01 \pm 0,07; 0,07 (1,15-0,91)
AH	0,62 \pm 0,03; 0,05 (0,68-0,57)	0,84 \pm 0,09; 0,11 (0,09-0,06)
LBW	0,85 \pm 0,05; 0,06 (0,94-0,70)	1,19 \pm 0,14; 0,12 (1,34-0,89)
WBW	0,75 \pm 0,05; 0,07 (0,91-0,64)	1,07 \pm 0,12; 0,11 (1,22-0,81)
AmL	0,60 \pm 0,03; 0,05 (0,64-0,53)	0,79 \pm 0,08; 0,10 (0,90-0,62)
AmW	0,53 \pm 0,03; 0,06 (0,60-0,48)	0,68 \pm 0,07; 0,11 (0,78-0,54)
WPW	0,35 \pm 0,04; 0,11 (0,41-0,24)	
WAW	0,14 \pm 0,02; 0,17 (0,21-0,08)	
NSW	3,15 \pm 0,18; 0,06 (3,50-3,00)	3,30 \pm 0,16; 0,05 (3,50-3,00)

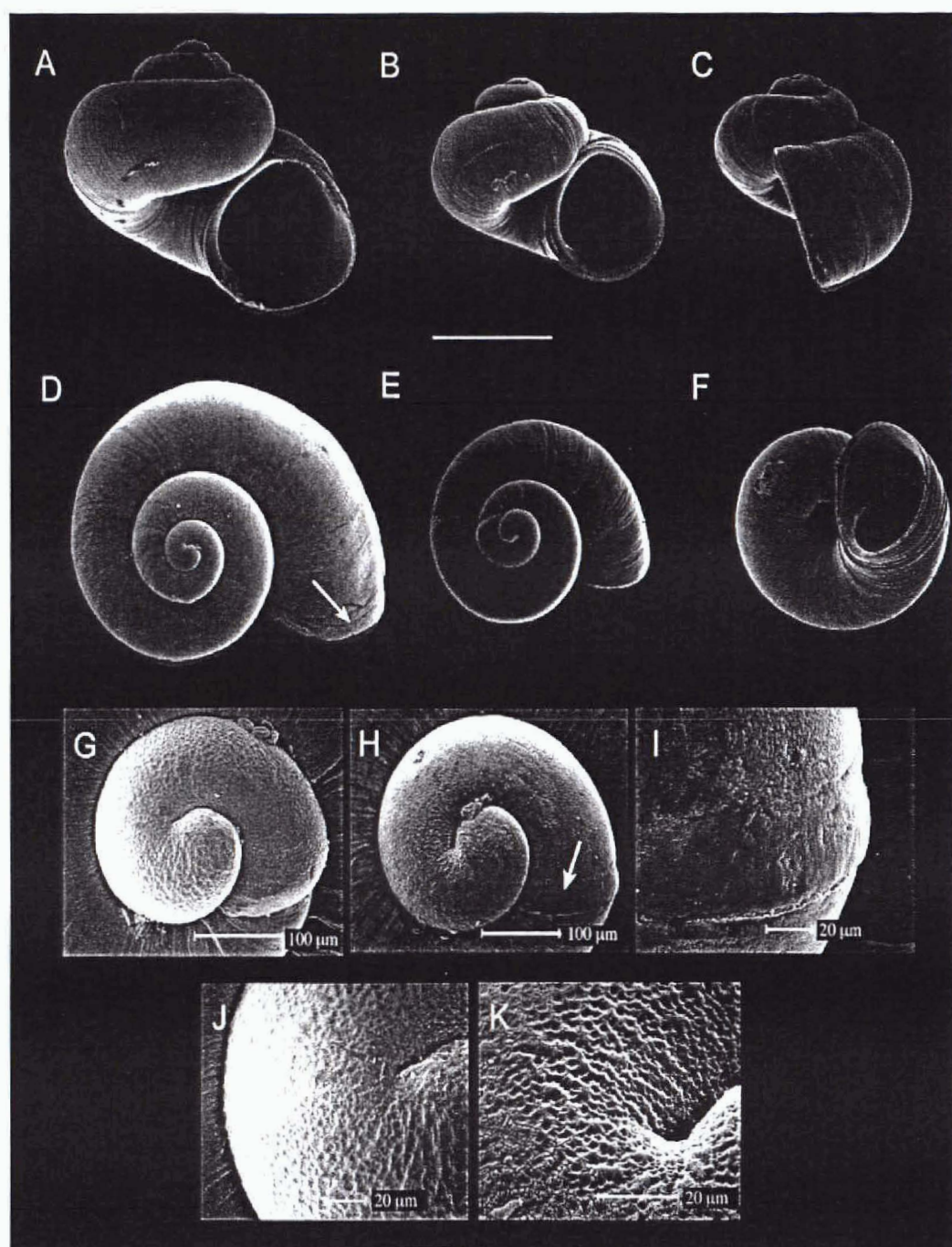


Fig. 50. Conchas de *Islamia aitanica*. **A, D, H, I, K.** Torremanzanas, Alicante (localidad tipo). **A.** Holotipo. **B, C, E, F, G, J.** Tabernes de la Valldigna, Valencia. **A, B.** Conchas de frente. **C.** Concha de perfil. **D, E.** Vista apical de la concha. La flecha indica el adelgazamiento de la teleoconcha en el borde de la abertura. **F.** Ombligo. **G-K.** Protoconcha y microescultura. Nótese el engrosamiento en la sutura que separa la protoconcha de la teleoconcha (**H, I**). Escala figuras A-F: 500 μ m.

Opérculo (Tabla 71). El opérculo es amarillento, ovalado y tiene un núcleo muy redondeado que se sitúa en una posición prácticamente central (Fig. 51A). La impresión muscular de la cara interna del opérculo es redondeada (Fig. 51B).

Cabeza-pie. La cabeza tiene una franja de pigmentación muy oscura que recorre, aproximadamente, la zona media de los tentáculos hasta la región posterior de los

Tabla 71. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

(n= 2)	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL	0,60	0,05	0,08	0,64	0,57
OW	0,47	0,00	0,01	0,47	0,46
OLWL	0,21	0,04	0,21	0,25	0,18
OLWW	0,15	0,01	0,11	0,16	0,13
NL	0,27	0,00	0,00	0,27	0,27
NW	0,30	0,00	0,02	0,30	0,29
OL/OW	1,29	0,12	0,09	1,38	1,20

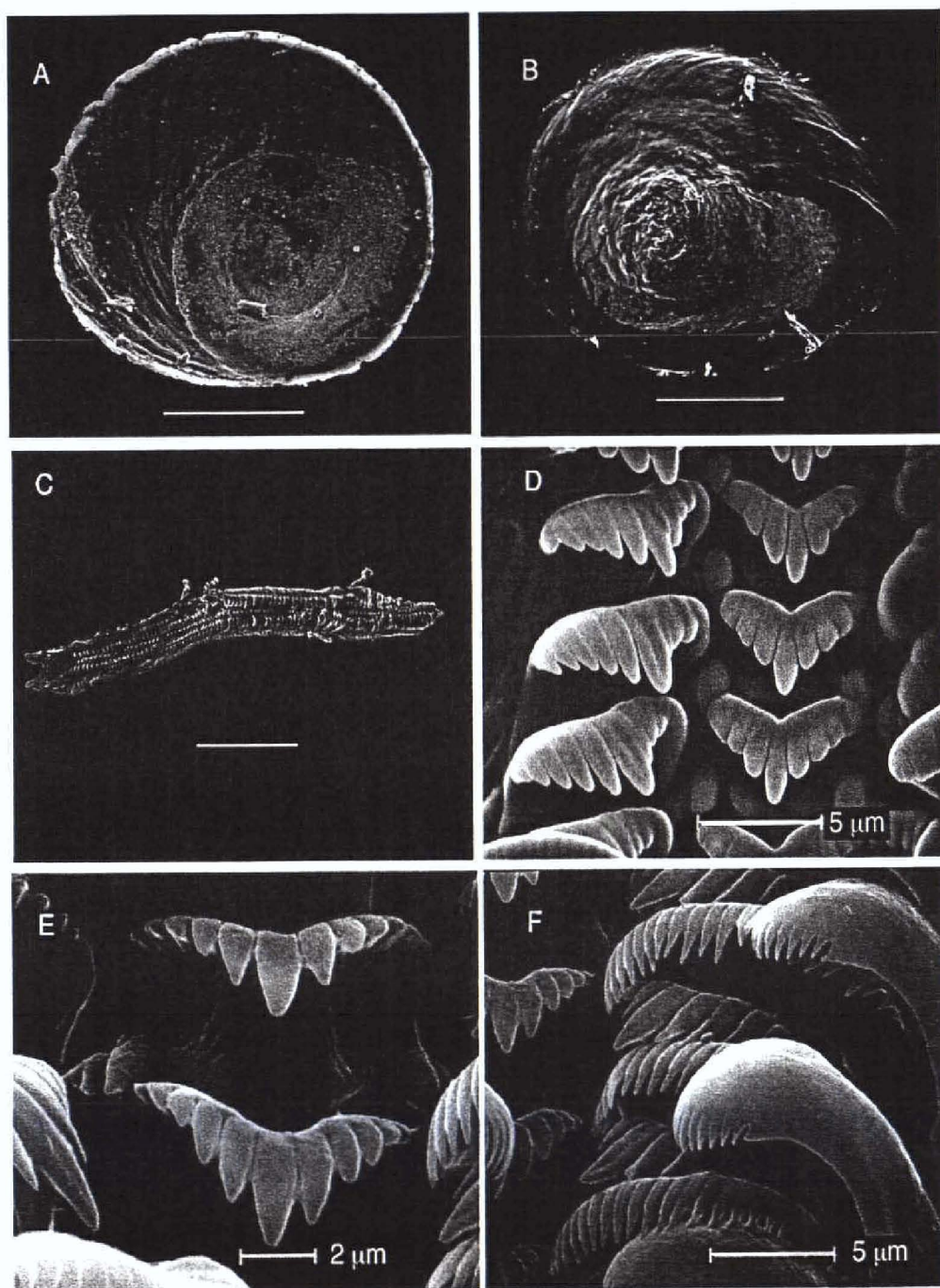


Fig. 51. Opérculos y rádula de *Islamia aitana* procedentes de las localidades de A, B, E, F Torremanzanas, Alicante (localidad tipo) y C, D de Cuatretonda, Valencia. A. Cara externa del opérculo. B. Cara interna del opérculo. C. Rádula completa. D. Dientes centrales y laterales. E. Detalle del diente central de la rádula. F. Dientes laterales, marginales internos y externos. Escala de las figuras A y B: 200 μ m; fig. C: 100 μ m.

lóbulos cefálicos (Figs. 52A, G). El morro, como en las demás especies de este género, se encuentra totalmente despigmentado. Todas las hembras de esta especie presentan un nódulo nuchal más o menos desarrollado en la cabeza (Fig. 52A), en posición análoga a la del pene masculino; dicho nódulo mide, aproximadamente, la cuarta parte de la longitud total de la cabeza —unas 220 μm — y está completamente despigmentado (Tabla 76).

Sistema nervioso. Se caracteriza fundamentalmente por la ausencia claramente distinguible de un conectivo subesofágico (Fig. 52B). En su lugar se desarrolla un estrechamiento que une el ganglio pleural izquierdo con el subesofágico. Otra característica reseñable de esta especie reside en el pliegue que forma el esófago en una posición posterior al conjunto de este complejo glandular (Fig. 52C). El ganglio pleural izquierdo es redondeado, más corto pero más voluminoso que el derecho. Por el contrario, el ganglio supraesofágico es menor que el subesofágico. El conectivo supraesofágico es mediano. Las medidas son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,15 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,11 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,08 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,10 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,06 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,05 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,22.

Pigmentación externa del manto. Por lo general, el manto es uniformemente oscuro aunque puede estar también ligeramente pigmentado. Sin embargo, en los ejemplares de la localidad de Tabernes de la Valldigna (Valencia), esta oscura pigmentación sólo se mantiene en la región anterior del cuerpo mientras que la posterior presenta un color más débil.

Cavidad paleal (Tabla 72). Esta especie no presenta ctenidio (Fig. 52D). El osfradio es ovalado y dos veces más largo que ancho.

Tabla 72. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedente de: 1- Torremanzanas, Alicante (localidad tipo); 2- Tabernes, Valencia; 3- Requena, Valencia (Fuente Flores); 4- Agres, Alicante; 5-Beniganim, Valencia; 6- Callosa d'en Sarriá, Alicante; 7- Requena (El Tollo), Valencia.

	Total	1	2	3	4	5	6	7
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 14)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 5)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Os L	0,18 \pm 0,05; 0,28 (0,30-0,10)	0,19 \pm 0,08; 0,39 (0,30-0,10)	0,16 \pm 0,02; 0,12 (0,17-0,14)	0,23 \pm 0,02; 0,07 (0,24-0,21)	0,17	0,14	0,17	0,15
Os W	0,09 \pm 0,02; 0,24 (0,12-0,05)	0,08 \pm 0,03; 0,36 (0,12-0,05)	0,08 \pm 0,01; 0,10 (0,09-0,07)	0,10 \pm 0,01; 0,12 (0,12-0,10)	0,10	0,06	0,09	0,09

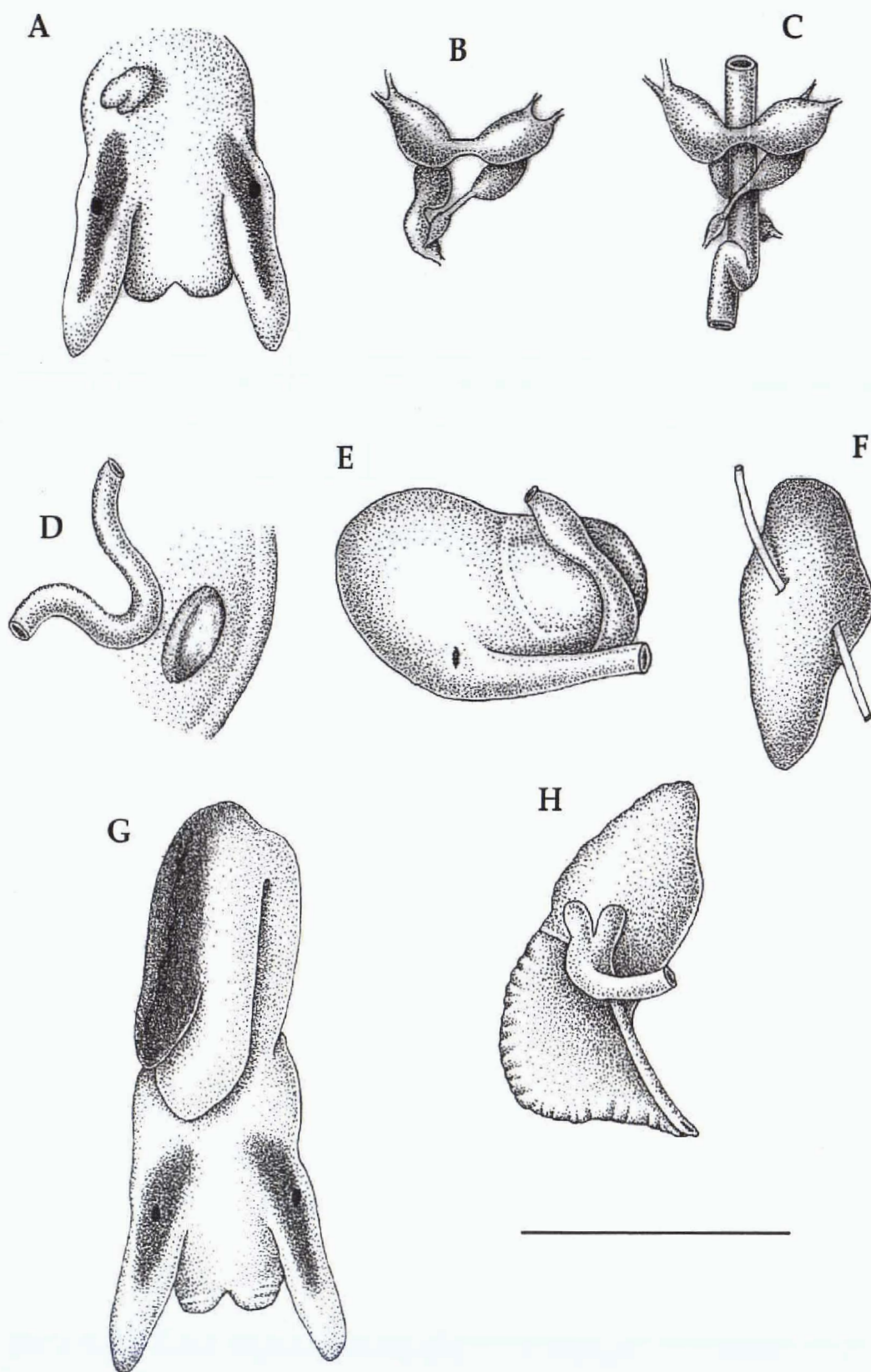


Fig. 52. Anatomía de *Islamia aitánica*. A. Cabeza de hembra y nódulo nuchal. B y C. Sistema nervioso parcial. D. Oesofago y recto en la cavidad paleal E. Sistema digestivo anterior. F. Próstata. G. Cabeza de macho y pene. G. Sistema genital anterior femenino. Escala: 500 μ m.

Sistema digestivo (Tabla 73). El saco del estilo sobresale anteriormente del lazo intestinal (Fig. 52E). Las cámaras anterior y posterior del estómago son del mismo tamaño. El ano desemboca muy próximo al borde del manto. En la cavidad paleal, el recto se dispone formando un lazo en U vertical, es decir, no inclinado anteriormente. Esta curvatura está, generalmente, bastante pronunciada (Fig. 52D).

Tabla 73. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1-Torremanzanas, Alicante (localidad tipo); 2- Callosa d'en Sarriá, Alicante; 3- Tabernes, Valencia; 4- Requena, Valencia.

	Total	1	2	3	4
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 4)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Ss L	0,24 \pm 0,04; 0,16 (0,27-0,18)	0,18	0,27	0,26	0,24
Ss W	0,19 \pm 0,04; 0,20 (0,22-0,14)	0,18	0,22	0,14	0,21
St L	0,32 \pm 0,04; 0,14 (0,36-0,28)	0,36	0,30	0,28	0,36
St W	0,33 \pm 0,04; 0,12 (0,37-0,28)	0,33	0,37	0,28	0,34

La rádula (Tabla 74) es taenioglosa (Fig. 51C), larga (0,41%) y posee un diente central trapezoidal con dos cúspides basales a cada lado, dirigidas hacia los márgenes laterales (Figs. 51D-E). El margen superior de estos dientes es ligeramente cóncavo. Los denticulos que conforman este diente tienen la punta redondeada. Los dientes laterales, marginales internos y externos responden al modelo general de este grupo de especies (Fig. 51F).

Tabla 74. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de Torremanzanas, Alicante (localidad tipo) y Cuatrecorda, Valencia.

Fórmula diente central	5+C+5/2-2
W diente central	~ 6,3 μ m
Fórmula diente lateral izdo.	5-C-3
Fórmula diente marginal interno	\geq 22 cúspides
Fórmula diente marginal externo	~ 24 cúspides
L. de la rádula	~ 400 μ m
W. de la rádula	~ 43 μ m
Nº de filas	~ 85

Sistema genital masculino (Tabla 75). Los testículos, al igual que en las demás especies de este grupo, están constituidos por lóbulos simples. La próstata está, a veces, poco desarrollada y, en estos casos, se sitúa muy por detrás del pliegue que forma el

Tabla 75. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Torremanzanas, Alicante (localidad tipo); 2- Beniganim, Valencia; 3- Onteniente, Valencia; 4- Tabernes, Valencia; 5- Agres, Alicante; 6- Callosa d'en Sarrià, Alicante; 7- Requena (El Tollo), Valencia; 8- Agres, Alicante.

	Total		1		2		3		4		5		6		7		8	
	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)		Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)		Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)		Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)		Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)		Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	
Pr L	0,40 ± 0,04; 0,10 (0,44-0,36) (n= 3)		0,37 ± 0,03; 0,07 (0,39-0,36) (n= 2)														0,44	
Pr W	0,20 ± 0,03; 0,14 (0,22-0,17) (n= 3)		0,19 ± 0,03; 0,16 (0,21-0,17) (n= 2)														0,22	
P L	0,70 ± 0,22; 0,32 (1,03-0,30) (n= 17)		0,64 ± 0,24; 0,37 (0,94-0,34) (n= 5)		0,73 ± 0,12; 0,16 (0,81-0,65) (n= 2)		0,93 ± 0,11; 0,12 (1,03-0,81) (n= 3)		0,70 ± 0,04; 0,05 (0,72-0,66) (n= 3)		0,30	0,39	0,63		1,01			
P W	0,17 ± 0,04; 0,26 (0,24-0,10) (n= 15)		0,17 ± 0,06; 0,33 (0,24-0,10) (n= 5)		0,12 ± 0,00; 0,01 (0,12-0,12) (n= 2)		0,18 ± 0,02; 0,12 (0,21-0,16) (n= 3)		0,17 ± 0,02; 0,13 (0,19-0,15) (n= 2)		0,11		0,15		0,22			
L.p.L	0,14 ± 0,03; 0,24 (0,23-0,09) (n= 16)		0,16 ± 0,05; 0,29 (0,23-0,10) (n= 5)		0,12 ± 0,03; 0,27 (0,14-0,09) (n= 2)		0,17 ± 0,02; 0,09 (0,19-0,16) (n= 3)		0,12 ± 0,02; 0,14 (0,10-0,14) (n= 3)			0,16	0,14		0,13			
L.p.W	0,10 ± 0,03; 0,32 (0,18-0,06) (n= 17)		0,11 ± 0,04; 0,38 (0,18-0,07) (n= 5)		0,08 ± 0,00; 0,04 (0,09-0,08) (n= 2)		0,14 ± 0,02; 0,12 (0,15-0,12) (n= 3)		0,08 ± 0,02; 0,22 (0,10-0,07) (n= 3)		0,06	0,09	0,10		0,12			
Longitud cabeza	0,60 ± 0,12; 0,20 (0,81-0,46) (n= 15)		0,57 ± 0,13; 0,23 (0,75-0,46) (n= 5)		0,66 (n= 1)		0,74 ± 0,05; 0,07 (0,77-0,70) (n= 2)		0,59 ± 0,06; 0,10 (0,66-0,54) (n= 3)		0,46	0,57	0,46		0,81			
P L/L cabeza	1,04 ± 0,37; 0,36 (1,57-0,14) (n= 15)		0,87 ± 0,52; 0,14 (1,57-0,14) (n= 5)		0,98 (n= 1)		1,35 ± 0,02; 0,01 (1,36-1,33) (n= 2)		1,19 ± 0,18; 0,15 (1,35-1,00) (n= 3)		0,66	0,69	1,37		1,25			

recto en la cavidad paleal (Fig. 52F). El pene de esta especie es grande, ligeramente superior al tamaño de la cabeza y está, generalmente, pigmentado de un intenso color oscuro (Fig. 52G). En las poblaciones de Tabernes de la Valldigna (Valencia) y Beniganim (Valencia), el pene es de color claro y tan sólo presenta una ligera “mancha” de color pardo en el ápice. Su lóbulo, situado en posición subapical, está despigmentado y muy bien desarrollado. El conducto peneal se ondula a todo lo largo del pene, próximo a su borde externo. La base del pene no se encuentra significativamente ensanchada.

Sistema genital femenino (Tabla 76). La región anterior del ovario se sitúa por encima de la cámara posterior del estómago. El oviducto renal forma un círculo muy cerrado que se apoya sobre el oviducto paleal (Fig. 52H). Éste no presenta ningún estrechamiento entre la cápsula glandular y la glándula del albumen, tal y como sucede en otras especies de este género. La glándula del albumen es menor que la cápsula glandular y ocupa, aproximadamente, el 40% de la longitud total del oviducto paleal.

La genitalia anterior se caracteriza por la ausencia de bursa copulatrix y por la presencia de dos receptáculos seminales sobre el oviducto paleal. Ambos receptáculos son aproximadamente de la misma longitud, se insertan en el mismo punto de la sección del oviducto renal (Fig. 52H), carecen de pedúnculo, son pequeños y redondeados y presentan la peculiaridad, a diferencia de las demás especies pertenecientes a este género, de estar situados uno a continuación del otro.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie se localiza en las provincias de Valencia y Alicante. Es frecuente encontrarla adherida a las piedras, en la vegetación acuática o en paredes húmedas. Algunas de las fuentes muestreadas que se encuentran aisladas y en buen estado de conservación poseen una población muy abundante de esta especie, por lo que su supervivencia no se encuentra actualmente amenazada.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium personatum*, *Theodoxus* sp., *Melanopsis* sp., *Succinea* sp., *Lymnaea peregra*, *L. truncatula*, *Physa acuta*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Ancylus fluviatilis*, *Pseudamnicola* sp. y *Chondrobasis levantina*.

OBSERVACIONES. Esta especie posee una serie de particularidades que la diferencian de las otras especies peninsulares de *Islamia*: la proximidad y la posición de los receptáculos seminales en el oviducto renal, la ausencia de ctenidio y la presencia en las hembras de un nódulo nual en una posición análoga a la del pene de los machos (rasgo compartido también con *I. pallida* y con los ejemplares de la localidad tipo de *I. henrici*).

Tabla 76. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Torremanzanas, Alicante; 2- Callosa d'en Sarrià, Alicante; 3- Requena (Fte. Flores), Valencia; 4- Tabernes, Valencia; 5- Requena (El Tollo), Valencia; 6- Agres, Alicante; 7- Beniganim, Valencia.

	Total						
	1	2	3	4	5	6	7
	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Op L	0,59 ± 0,08; 0,14 (0,72-0,44) (n= 12)	0,58 ± 0,09; 0,15 (0,70-0,47) (n= 5)	0,65 ± 0,10; 0,15 (0,72-0,58) (n= 2)	0,64 (n= 1)	0,58	0,54	0,44
Op W	0,23 ± 0,04; 0,17 (0,30-0,16) (n= 12)	0,20 ± 0,03; 0,15 (0,16-0,15) (n= 5)	0,27 ± 0,04; 0,14 (0,30-0,24) (n= 2)	0,28 (n= 1)	0,22	0,21	0,20
G.a. L	0,28 ± 0,06; 0,21 (0,37-0,21) (n= 7)	0,26 (n= 1)	0,24 ± 0,02; 0,09 (0,26-0,22) (n= 2)	0,37 (n= 1)	0,27	0,21	
C.g. L	0,34 ± 0,08; 0,22 (0,50-0,27) (n= 7)	0,36 (n= 1)	0,42 ± 0,12; 0,29 (0,50-0,33) (n= 2)	0,27 (n= 1)	0,32	0,33	
RS1 L	0,07 ± 0,02; 0,23 (0,10-0,04) (n= 12)	0,08 ± 0,02; 0,19 (0,10-0,07) (n= 3)	0,08 ± 0,02; 0,18 (0,10-0,07) (n= 2)	0,07 ± 0,01; 0,08 (0,07-0,06) (n= 2)	0,07	0,07	0,06
RS1 W	0,05 ± 0,02; 0,36 (0,09-0,03) (n= 12)	0,05 ± 0,02; 0,42 (0,07-0,03) (n= 3)	0,06 ± 0,03; 0,47 (0,09-0,04) (n= 2)	0,04 ± 0,00; 0,01 (0,04-0,04) (n= 2)	0,04	0,04	0,04
RS2 L	0,06 ± 0,02; 0,31 (0,10-0,04) (n= 9)	0,05 ± 0,01; 0,16 (0,05-0,04) (n= 2)	0,06 ± 0,01; 0,13 (0,06-0,05) (n= 2)	0,06 (n= 1)	0,06	0,10	0,04
RS2 W	0,03 ± 0,01; 0,28 (0,04-0,02) (n= 9)	0,03 ± 0,00; 0,11 (0,04-0,03) (n= 2)	0,04 ± 0,00; 0,00 (0,04-0,04) (n= 2)	0,04 (n= 1)	0,02	0,04	0,03
L nódulo nucal	0,14 ± 0,05; 0,38 (0,20-0,04) (n= 9)	0,15 ± 0,02; 0,11 (0,16-0,14) (n= 2)	0,16 ± 0,05; 0,32 (0,20-0,13) (n= 2)	0,04 (n= 1)	0,07		0,17
L nódulo nucal/L cabeza	0,22 ± 0,07; 0,32 (0,32-0,09) (n= 9)	0,23 ± 0,02; 0,11 (0,24-0,21) (n= 2)	0,25 ± 0,06; 0,23 (0,29-0,21) (n= 2)	0,09 (n= 1)	0,15		0,25

La variabilidad interpoblacional en relación a las hembras de esta especie es muy pequeña. Caben destacar grandes diferencias en el tamaño del nódulo nugal cefálico. Así, en la población de Fuente Flores (Requena) y en Beniganim, las hembras estudiadas parecen presentar unos nódulos nucas más desarrollados. Por el contrario, éstos son diminutos en las de Tabernes de la Valldigna y en las de la Fuente del Tollo (Requena). La relación entre las glándulas del oviducto paleal también varía, de forma que, aunque de promedio la glándula del albumen es menor que la cápsula glandular, en los ejemplares estudiados de Callosa d'en Sarriá y en los de Tabernes de la Valldigna esta relación se invierte. El estrechamiento del oviducto paleal, descrito en el género *Neohoratia*, se observa en las poblaciones de Agres y Callosa.

El tamaño del pene es muy variable entre los individuos de cada población. Penes pequeños se han observado en los ejemplares de Agres y Callosa d'en Sarriá, pero el tamaño muestral estudiado es pequeño y no permite generalizar en relación al mismo. Penes despigmentados son los de los especímenes machos de Requena (Fuente Flores) y Cuatretonda. Los individuos con penes ligeramente pigmentados —en Bolulla y Tabernes— presentan dicha pigmentación en la mitad apical del pene. En otras poblaciones —Agres, Torremanzanas, Requena (El Tollo), Onteniente, Beniganim, Callosa y Alfafara— los ejemplares tienen un intenso y oscuro color que se reparte desde el ápice hasta la base del pene. En el caso de Tabernes, se observan machos con penes profusa o ligeramente pigmentados. El epitelio externo del manto está ligeramente pigmentado en los ejemplares de Tabernes pero en los de las demás poblaciones presenta el característico color oscuro.

VARIABILIDAD MORFOLÓGICA Y MORFOMÉTRICA EN EL GÉNERO *ISLAMIA*

Las diferencias entre las especies peninsulares de *Islamia* residen fundamentalmente en la forma general de la concha, en el número de cúspides del diente central, en la presencia o ausencia de ctenidio, en la pigmentación del cuerpo y de la cabeza, en la forma del recto en la cavidad paleal, en el color del pene y del conducto peneal, en el tamaño y posición de los receptáculos seminales, en la presencia o no de pseudopene o nódulo nugal en las hembras y en el estrechamiento del oviducto paleal, característica definida para el género *Neohoratia*, tal y como se mencionó anteriormente (Boeters, 1988).

La forma general de la concha nos permite separar dos grandes grupos de especies. Por una parte, aquel que posee conchas troquiformes (*I. globulus* e *I. ateni*) y por la otra, el resto de las especies, con conchas de morfología planispiral o valvatiforme (Fig. 53). El tamaño del ombligo es otro carácter ligado estrechamente al anterior. Así, ombligos semicerrados se encuentran en *I. globulus* e *I. ateni*, de tamaño mediano en *I. henrici*, *I. aitanica* e *I. pallida* y, finalmente, ombligos muy abiertos en *I. schuelei*. En relación a las características radulares, sólo *I. ateni* e *I. globulus* poseen una cúspide basal mientras que el resto de las especies tienen dos. Este carácter también es compartido con otras dos especies italianas de este género, *I. cianensis* e *I. gaitieri* (Bodon *et al.*, 1995). La ausencia o reducción en el número de lamelas del ctenidio sólo se ha observado en *I. aitanica* e *I. henrici*. En las demás especies su número oscila entre 8 y 13. La pigmentación corporal se presenta como un carácter constante en todas las poblaciones de *I. globulus*, *I. ateni* e *I. pallida*, mientras que en las otras especies es muy variable. En cuanto al pliegue del recto en la cavidad paleal, sólo en *I. pallida* e *I. henrici* adopta forma de S mientras que en el resto de las especies tiene forma de U. Penes despigmentados se encuentran en *I. ateni*, *I. schuelei* e *I. pallida*, aunque en estas dos últimas especies se ha observado que, excepcionalmente, existen penes con trazas de pigmento. El conducto peneal ondula ostensiblemente en *I. ateni*, *I. pallida* e *I. aitanica*. Las especies que presentan un RS1 de mayor tamaño son *I. schuelei* e *I. henrici*; tamaños similares en los RS1 y RS2 se han estudiado en *I. ateni* e *I. aitanica* y RS2 mayores en *I. globulus* e *I. pallida* (ocasionalmente). El RS1 y el RS2 tienen su origen en diferentes puntos de la sección del oviducto renal salvo en *I. aitanica*. Las hembras de *I. pallida* presentan un pseudopene mientras que *I. aitanica* e *I. henrici* de la localidad tipo tienen un nódulo nugal en la cabeza. El oviducto paleal se estrangula siempre en *I. ateni*, ocasionalmente en *I. schuelei* e *I. henrici* y nunca en *I. globulus* e *I. aitanica*.

En el análisis discriminante obtenido tras el estudio de las variables conquiológicas, se observan dos grupos de especies (Fig. 53). Por un lado y tal como se men-

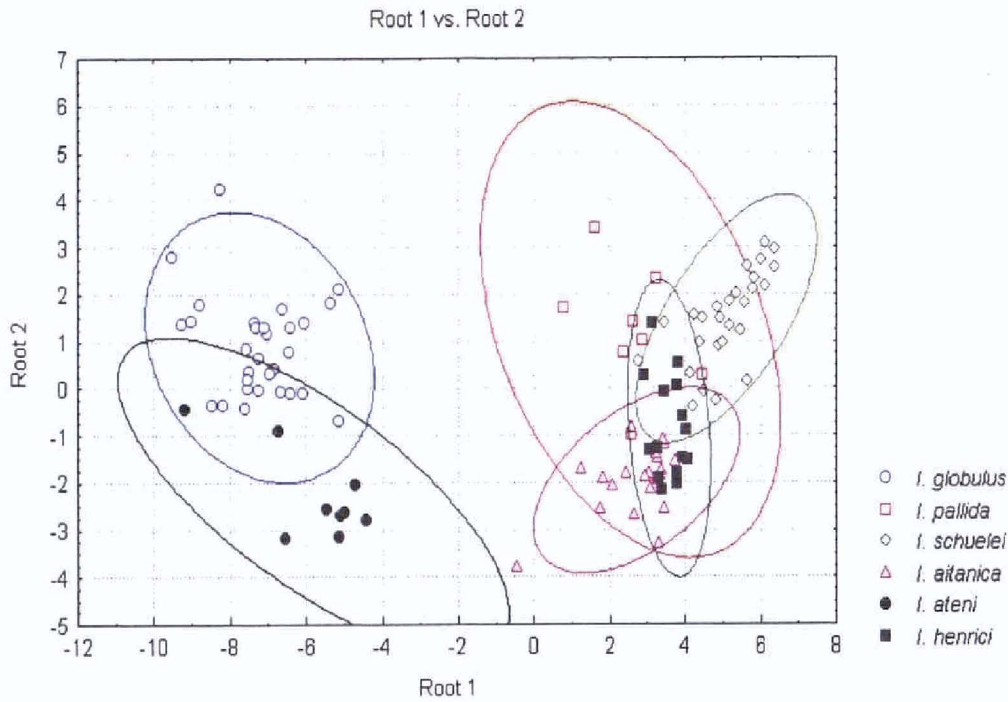


Fig. 53. Representación gráfica del resultado del análisis discriminante de las especies de *Islamia* tras el estudio de sus variables conculógicas. El intervalo de confianza de las elipses es del 95%.

cionó anteriormente, *I. ateni* e *I. globulus*; por el otro, el resto. Dado el número de poblaciones estudiadas y con el fin de apreciar con claridad las diferencias interespecíficas, solo una población representativa de cada una de ellas se muestra gráficamente. La variabilidad intraespecífica sólo se ha estudiado en *I. globulus* e *I. schuelei* porque son las especies de las que se dispone de más información.

El análisis global de los datos corresponde a 15 poblaciones repartidas de la siguiente manera: *I. schuelei* (seis poblaciones), *I. globulus* (cuatro poblaciones), *I. ateni* (una población), *I. pallida* (una población), *I. henrici* (dos poblaciones) e *I. aitánica* (una población). Del estudio de las variables conculógicas se obtienen ocho funciones, siete de ellas son altamente significativas (λ de Wilk= 0,001; $F(140, 1879)= 17,733$, $p<0,000$). Prácticamente toda la varianza, un 90,6%, está contenida en la primera función, y las variables principales son la anchura y la longitud de la concha. En la segunda función discriminante, que explica alrededor de 3,5% de la varianza, las variables más importantes son la anchura de la última vuelta (LBW) y, nuevamente, la longitud de la concha. Las siguientes funciones obtenidas van perdiendo relevancia progresivamente con valores de varianza, respectivamente del 2,9%, 1,3%, 0,6%, etc. El número total de ejemplares correctamente clasificados para cada especie y población es el siguiente:

Islamia schuelei: Benoján (74%); Padul (100%); El Chorro (94%); Fuente Los Minutos, Turrillas (65,5%); El Marchal (55%) y El Nacimiento, Turrillas (53%).

Islamia globulus: Sopeira (83%), Alós de Balaguer (82,5%), San Esteve de la Sarga (62,5%) y Vilanova de Meia (78,9%).

Islamia ateni: Balneario de San Vicente (localidad tipo) (88,8%).

Islamia henrici: Hornachuelos (93,3%), Cazorla (71,4%).

Islamia pallida: Patones (localidad tipo) (62,5%).

Islamia aitanica: Callosa d'en Sarriá (90,4%).

Las nubes de puntos obtenidas tras el empleo de una sola población para cada especie, muestran la superposición de *I. globulus* e *I. ateni* por una parte, y la del resto de las especies por otra (Fig. 53). Ello es debido, tal y como se ha mencionado ante-

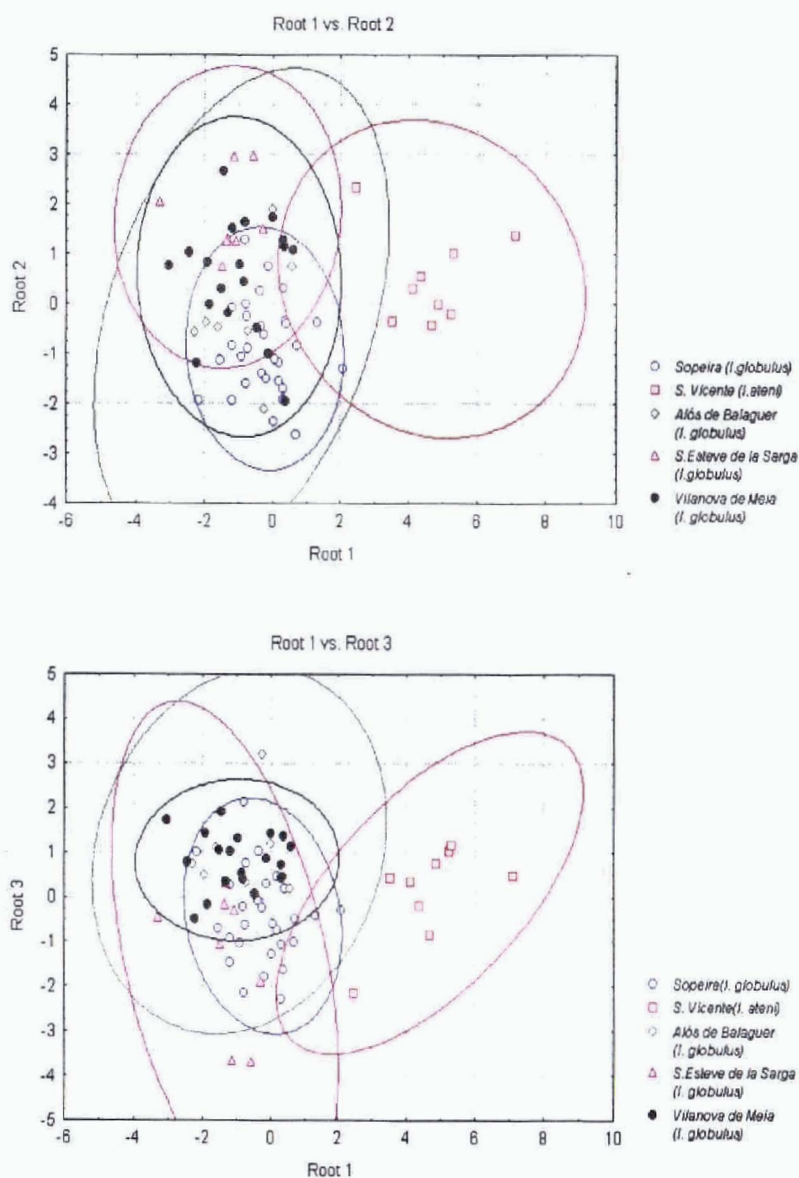


Fig. 54. Representación gráfica del resultado del análisis discriminante de las distintas poblaciones de *Islamia globulus* e *I. ateni* tras el estudio de sus variables conculógicas. El intervalo de confianza de las elipses es del 95%.

riormente, al hecho de que la longitud y la anchura totales de la concha son las variables conculógicas que nos permiten diferenciar claramente a estos dos grupos de especies.

El estudio conjunto de las especies que presentan conchas de tipo troquiforme, *I. globulus* e *I. ateni* (Fig. 54) muestra un alto grado de solapamiento en las poblaciones de *I. globulus* y una clara diferenciación de la población de *I. ateni*. Se obtienen tres raíces con un alto valor de significación (λ de Wilk= 0,069; $F(40,225)= 5,7457$, $p<0,000$). La primera función explica un total del 69,2% de la varianza, la segunda, un 16,4% y la tercera, un 10%. Las variables principales en el primer caso están relacionadas con la altura y la longitud de la abertura (AH y AmL, respectivamente). En el segundo caso son la longitud de la última vuelta (LBW) y la anchura de la concha (SW) y en el tercer caso, la longitud de la concha (SL) y la anchura de la última vuelta (WBW). Por tanto, de estos resultados se deduce que las variables conculógicas que nos permiten diferenciar las poblaciones con conchas de tipo troquiforme están, fundamentalmente, relacionadas con su abertura y, en menor medida, con la longitud y anchura totales.

El estudio de las poblaciones de *I. schuelei* muestra un gran solapamiento entre todas ellas excepto la población de Padul (Granada) (Fig. 55). De las cinco raíces o funciones obtenidas, cuatro son altamente significativas (λ de Wilk= 0,041; $F(50,514)= 10,402$, $p<0,000$). La primera función explica un total del 66,1% de la varianza, la segunda, un 18,9%, la tercera, un 10,2% y la cuarta, un 2,9%. En las dos primeras, las variables que tienen mayor poder discriminante son la longitud de la última vuelta (LBW) y la longitud de la concha (SL). En la tercera función, la altura de la abertura (AH) y, también, la longitud de la última vuelta (LBW) son las principales variables. En la cuarta destaca, fundamentalmente la anchura de la antepenúltima vuelta (WAW). En efecto, tal y como se mencionó en la descripción de *I. schuelei*, la población de Padul se caracteriza porque todos los individuos poseen una concha de tipo planispiral (Fig. 35E). En las demás poblaciones empleadas en este análisis, las conchas son, generalmente, de tipo valvatiforme aunque pueden existir algunos ejemplares aislados cuyas medidas se sitúen dentro del rango de variación correspondiente a la población de Padul (véase Tabla 37), tal y como se muestra en la población de Turrillas (Figs. 35H, K, N).

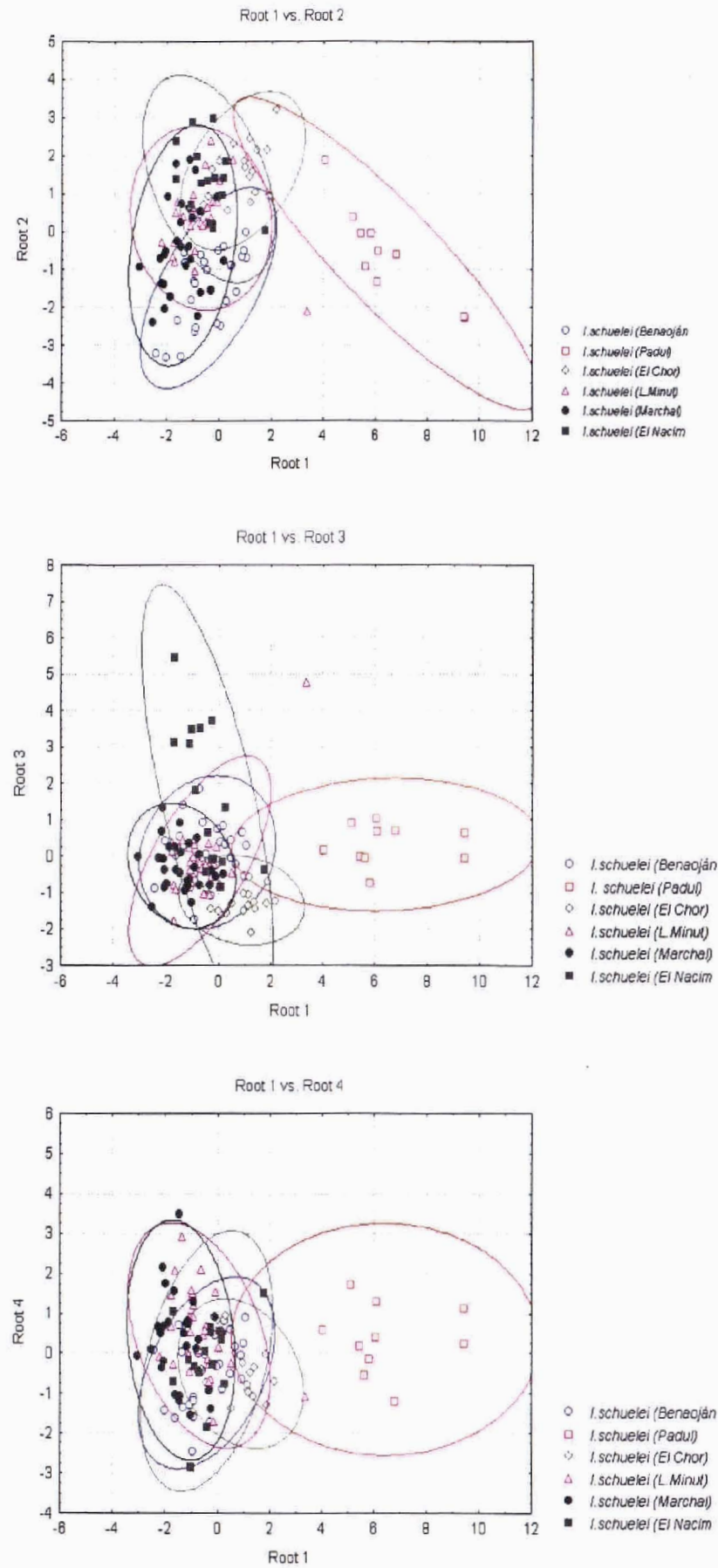


Fig. 55. Representación gráfica del resultado del análisis discriminante de las distintas poblaciones de *Islamia schuelei* tras el estudio de sus variables conculógicas. El intervalo de confianza de las elipses es del 95%.

FISSURIA Boeters, 1981

ESPECIE TIPO. *Fissuria boui* Boeters, 1981.

DIAGNOSIS (véase Boeters, 1981 y Bodon *et al.*, 1996). La concha es pequeña, frágil, valvatiforme y posee alrededor de tres vueltas de espira. La abertura es frontal y ovalada-redondeada; las suturas, profundas. La microescultura de la protoconcha es punteada y la de la teleoconcha presenta suaves líneas de crecimiento. El labio externo es fino y de perfil recto. El opérculo, ovalado, córneo y paucispiral, tiene su núcleo situado en posición submarginal o prácticamente central. La rádula es taenioglosa y su diente central es trapezoidal y está provisto una o dos cúspides basales a cada lado; la lengua basal de este diente tiene forma de V. En el sistema nervioso se observa un conectivo supraesofágico mediano y uno subesofágico corto. El esófago no forma ningún pliegue a nivel del conectivo cerebroideo. El ctenidio está bien desarrollado. El osfradio es oval, de grosor intermedio y se encuentra situado en la cavidad paleal, cerca del cuello. El estómago carece de ciego gástrico. El recto, en la cavidad paleal, forma un pliegue pronunciado. El sistema genital femenino consta de una pequeña bursa copulatrix y dos receptáculos seminales situados en posición 1 y 2 sobre el oviducto renal. Éste se engrosa en el tramo posterior al RS2. La bursa pedunculada sobresale por detrás del oviducto paleal. En el sistema genital masculino destaca un pene cilíndrico que dispone uno o más lóbulos peneales.

INTRODUCCIÓN. El género *Fissuria* consta de dos especies: *F. boui* y *F. planospira*. La primera ha sido descrita con ejemplares procedentes de Francia (en el departamento de "Bouches du Rhone") y la segunda de Italia (Toscana).

Del conjunto de géneros europeos con características similares a los de *Fissuria* cabe destacar la similitud con el género *Pseudoislamia*. Este último, descrito en Grecia, presenta una gran cantidad de caracteres comunes con *Fissuria fezi*: la presencia una bursa copulatrix pequeña ("pin-like") y dos receptáculos seminales, un pene alargado, en punta y con un lóbulo situado en posición media y la existencia de un conectivo subesofágico corto. Sin embargo, otros caracteres difieren, como la morfología general de la concha, la forma de la abertura, del ombligo, etc. y el tamaño de la glándula del albumen respecto a la bursa copulatrix y al oviducto renal. La escasez de información sobre el género *Pseudoislamia*, imposibilita una correcta comparación con *F. fezi*.

Otros géneros que cumplen también el modelo de BC + RS1 + RS2 son: *Daphniola*, *Bracenicia*, *Gocea*, *Horatia*, *Ohrigocea*, *Ohridohauffenia*, *Ohridohoratia*, *Pezzolia*, *Sardohoratia*, *Prespolitorea*, *Antibaria*, *Zavalia* y *Vinodolia*. Las diferencias básicas de *Fissuria* con todos estos géneros son las siguientes: de *Daphniola* se separa básicamente por

la forma y el tamaño de la bursa copulatriz y por la ausencia de ctenidio; de *Braceni-ca*, por la morfología de la concha y del oviducto paleal y el tamaño del RS1; de *Gocea*, por la forma del pene, del oviducto paleal, de la concha y del opérculo; de *Horatia*, por la doble excrecencia peneal; de *Ohrigocea*, por la morfología y el tamaño de la bursa; de *Ohridohauffenia*, por la forma del pene y de la bursa y por la longitud del conectivo subesofágico; de *Ohridohoratia*, por la morfología de la concha, del pene y del conducto de la bursa; de *Pezzolia*, por la ausencia de ctenidio, la forma del pene y la ausencia de conducto en la bursa; de *Sardohoratia*, por la ausencia de lóbulo peneal y por la forma del ctenidio y de la bursa; de *Prespolitorea*, por la forma del pene, de la bursa copulatriz y de la concha; de *Antibaria*, por la morfología de la concha y la longitud del lóbulo peneal, del conducto de la bursa y de los receptáculos seminales; de *Zavalia*, por la forma de la concha, del saco del estilo y la forma y disposición de la genitalia anterior; de *Vinodolia*, por la forma de la concha y el tamaño del oviducto paleal (para la descripción pormenorizada de los géneros, véase Radoman, 1983 y Bodon y Giusti, 1986). Todos estos géneros han sido inicialmente clasificados en la familia Orientalinidae, subfamilia Orientalininae (*sensu* Radoman, 1983) y, posteriormente, en la familia Hydrobiidae, subfamilia Hydrobiini, tribu Horatiini (*sensu* Bernasconi, 1982).

La mayoría de estos géneros proceden de la península Balcánica y sólo dos proceden de Grecia (*Daphniola* y *Pseudoislamia*) y uno de Italia (*Pezzolia*). En la revisión de Radoman (1983) se pone en evidencia la enorme convergencia morfológica que se produce entre estos diminutos hidróbidos lo cual, unido a la escasez de datos que se aportan, impide la asignación certera de *F. fezi* a ninguno de ellos.

Fissuria fezi (Altimira, 1960)

SINONIMIAS

Valvata (? *Tropidina*) *fezi* Altimira, 1960. *Misc. Zool.*, 1(3): 14 (sólo concha)

Neohoratia (?) *fezi* (Altimira); Boeters, 1988. *Arch. Molluskenkd.*, 118: 219 (sólo concha)

MATERIAL ESTUDIADO

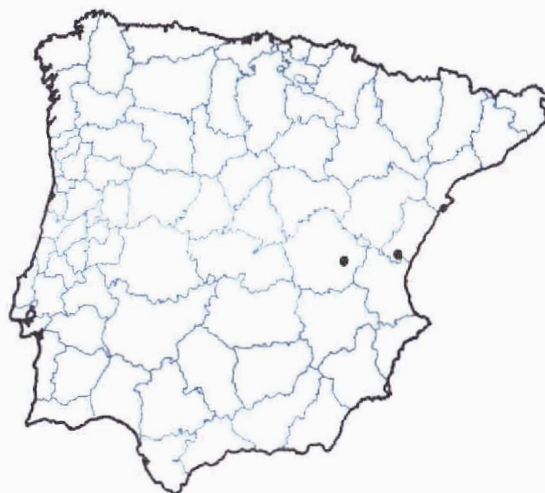
Material tipo.

Neohoratia fezi: lectotipo 56464/1 del NNM (Figs. 56A-D,J).

Fissuria planospira: paratipo de la colección de S. Cianfanelli, MZUF núm 6202/1003.

Otras localidades. Esta especie se ha encontrado en dos localidades de las provincias de Cuenca y Castellón.

Fuente Roble, Yémeda, Cuenca (localidad tipo) (UTM: 30SXK1000) (9/3/1990, 7/11/1996) (R.A., J.M.R. y D.M., B.A y S.J.); Fuente de la Peña, Navajas, Castellón (UTM: 30SYK1417) (29/9/1990) (E. R.) MNCN. 15.05/32.061 (etanol al 75%), (25/5/1998) (B.A.) MNCN. 15.05/32.067 (etanol y material congelado a -72°C).



LOCALIDAD TIPO. Fuente Roble, Yémeda, Cuenca (UTM: 30SXK1000).

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 77). La concha es valvatiforme o deprimida-troquiforme y tiene 3,25 vueltas de espira (Figs. 56A, D-F, I). La protoconcha mide 1,5 espiras y tiene la microescultura punteada típica de este grupo (Figs. 56J-L). Su anchura total es de 341 μm y la del núcleo, aproximadamente, de 132 μm . La última vuelta se abre y se ensancha notoriamente en su último tramo y mide menos de 6/7 de la longitud total de la concha (Figs. 56D, I). La abertura es frontal y ovalada, forma ángulo agudo en la región superior y apunta suavemente hacia la columela (Figs. 56A, E, F). El labio externo es fino y el interno se repliega levemente en dirección al ombligo. Éste es de tamaño mediano y mide aproximadamente 240 μm (Figs. 56C,

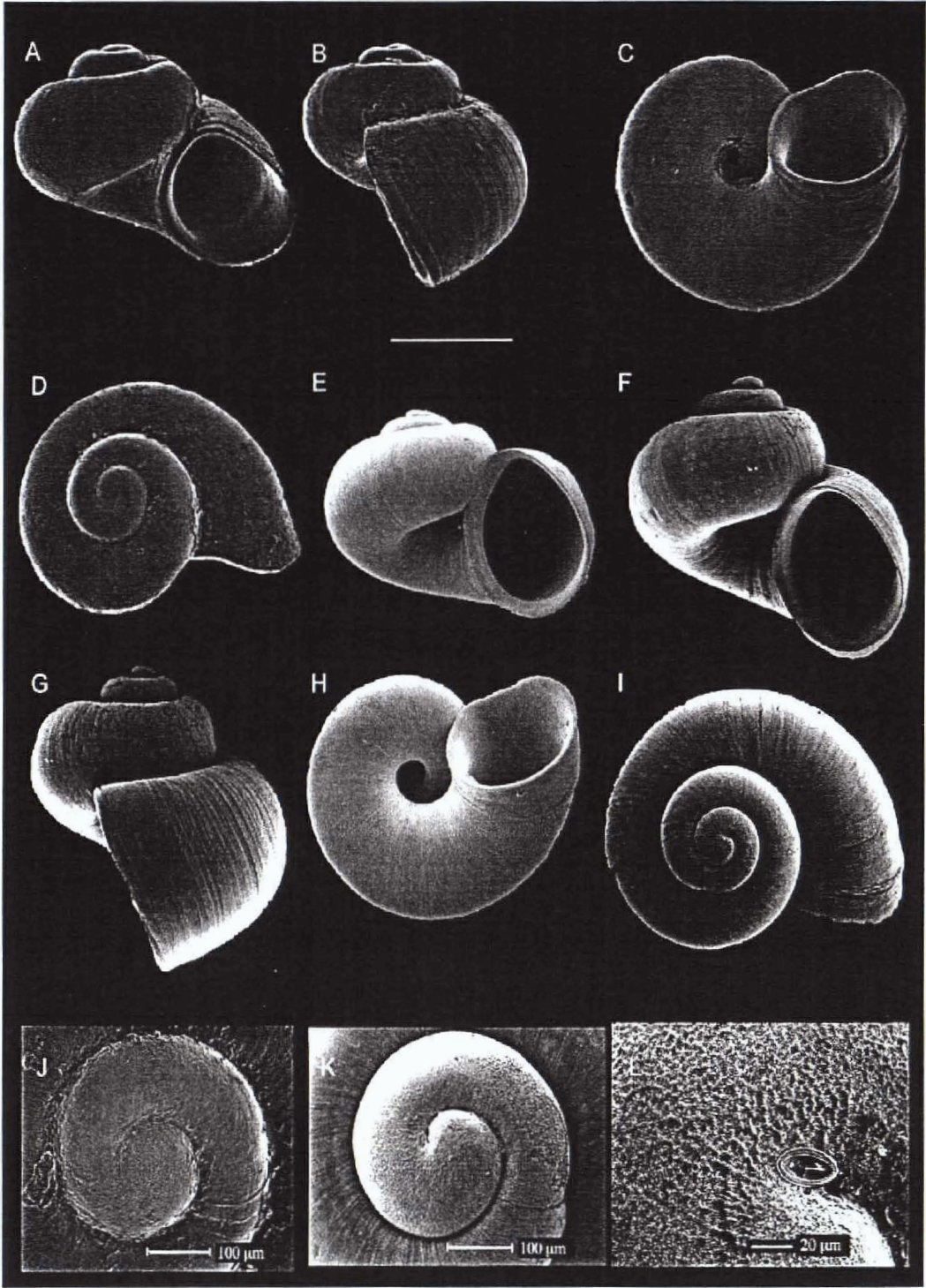


Fig. 56. Conchas de *Fissuria fezi*. A-D y J. Lectotipo (NNM 56464/1). E-I, K, L. Conchas procedentes de la localidad tipo. A, E y F. Conchas de frente. D e I. Vista apical. B y G. Conchas de perfil. C y H. Ombligo. J y L. Protoconcha y microescultura. Escala figuras A-I: 500 µm.

H). De perfil, la concha es recta y no presenta sinuosidades (Figs. 56B, G). Además, las conchas son muy translúcidas de forma que se pueden observar por transparencia determinadas características anatómicas: pliegue rectal, pigmentación cefálica, etc.

Tabla 77. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

n= 30	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
SL	0,83	0,06	0,08	0,97	0,71
SW	1,11	0,11	0,10	1,35	0,93
SL/SW	0,75	0,05	0,07	0,91	0,64
AH	0,61	0,05	0,08	0,71	0,50
LBW	0,72	0,06	0,08	0,87	0,63
WBW	0,71	0,07	0,09	0,84	0,58
AmL	0,53	0,06	0,11	0,64	0,41
AmW	0,54	0,05	0,09	0,64	0,43
WPW	0,34	0,04	0,13	0,43	0,27
WAW	0,13	0,03	0,26	0,23	0,10
NSW	3,07	0,15	0,05	3,50	3,00

Opérculo (Tabla 78). El opérculo es ovalado, paucispiral y tiene un núcleo prácticamente central de color naranja pálido (Fig. 57D). Las espirales que forman el núcleo son muy grandes y redondeadas. La impresión de la musculatura del pie en la cara interna del opérculo es alargada (Fig. 57E).

Tabla 78. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 4)	0,58	0,02	0,04	0,61	0,55
OW (n= 4)	0,48	0,01	0,03	0,50	0,47
OLWL (n= 2)	0,17	0,00	0,04	0,18	0,17
OLWW (n= 2)	0,13	0,01	0,05	0,14	0,13
NL (n= 2)	0,31	0,00	0,01	0,31	0,31
NW (n= 2)	0,35	0,02	0,07	0,36	0,33
OL/OW (n= 4)	1,20	0,01	0,01	1,21	1,18

Cabeza-pie. La cabeza, en conjunto, tiene poca coloración. Detrás de los ojos hay una zona con puntos blancos y a continuación de ésta, ya en la parte posterior de la cabeza, aparecen unas manchas negras (Figs. 61A, B, E-F). Sin embargo, hemos encontrado en ambas poblaciones un número significativo de ejemplares completamente despigmentados (Fig. 61D). El bulbo bucal es anaranjado y puede observarse por transparencia, pues esta zona del morro está totalmente despigmentada.

Las hembras poseen, en un sitio equivalente al de los penes del macho, un pseudopene de tamaño variable (Figs. 59B-C, 61D-F).

Los ejemplares juveniles de esta especie —aquellos que no poseen una genitalia diferenciada o desarrollada— tienen el pie constituido por cilios (Figs. 58A-B). Sin

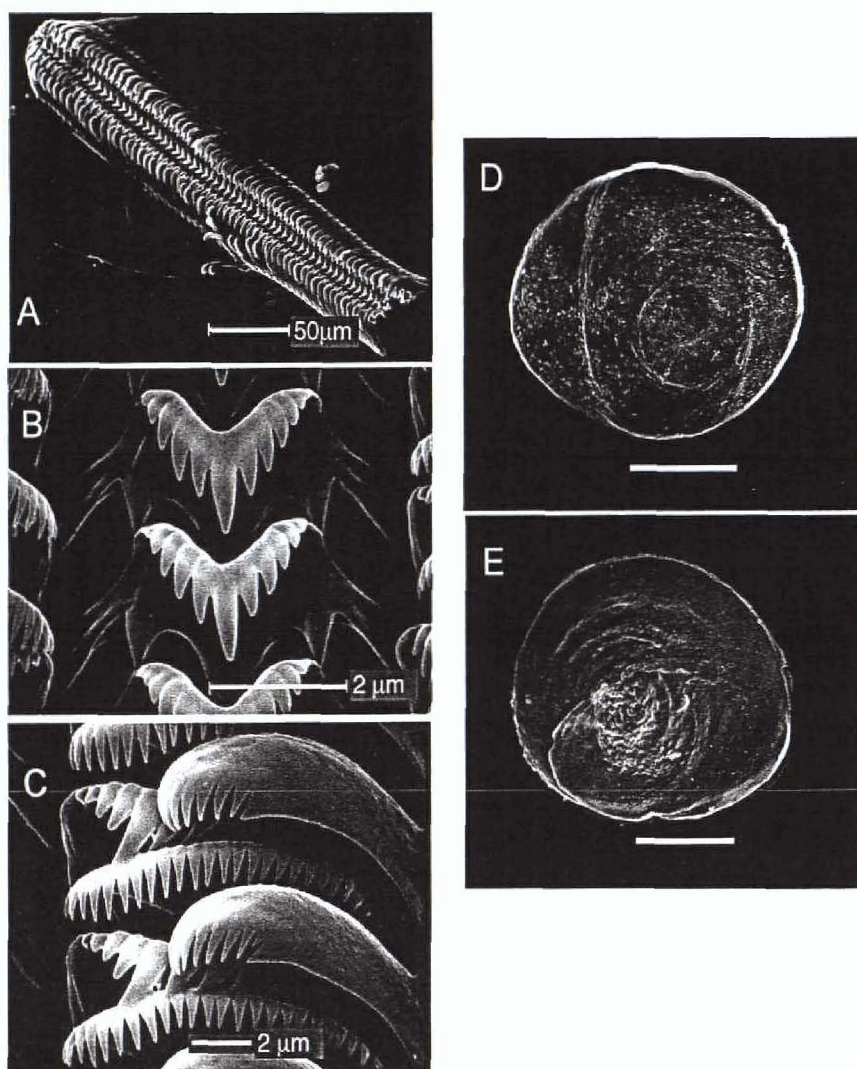


Fig. 57. Rádulas (A-C) y opérculos (D, E) de *Fissuria fezi*. A. Rádula completa. B. Diente central de la rádula. C. Dientes laterales, marginales internos y marginales externos. D. Cara externa del opérculo. E. Cara interna del opérculo. Escala figuras D y E: 200 µm.

embargo, en el pie de los individuos adultos ya no aparecen estos cilios y en su lugar se observa una serie de bandas paralelas, transversales al eje longitudinal del pie (Figs. 58C-E), compuestas por papilas dispuestas de tres en tres (Fig. 58F) y rodeadas externamente de cilios.

Sistema nervioso (Fig. 60A). El conectivo subesofágico es muy corto, pero el supraesofágico es de mayor tamaño. El esófago discurre recto a la altura del conectivo cerebral. El ganglio pleural derecho es más voluminoso que el izquierdo. El ganglio supraesofágico es mucho más pequeño que el subesofágico. Sus medidas son las siguientes: longitud ganglio cerebral: 0,08 mm; longitud ganglio pleural derecho: 0,12 mm; longitud ganglio pleural izquierdo: 0,07 mm; longitud ganglio subesofágico: 0,10 mm; longitud ganglio supraesofágico: 0,04 mm; longitud conectivo supraesofágico: 0,05 mm; longitud conectivo subesofágico: 0,03 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,25.

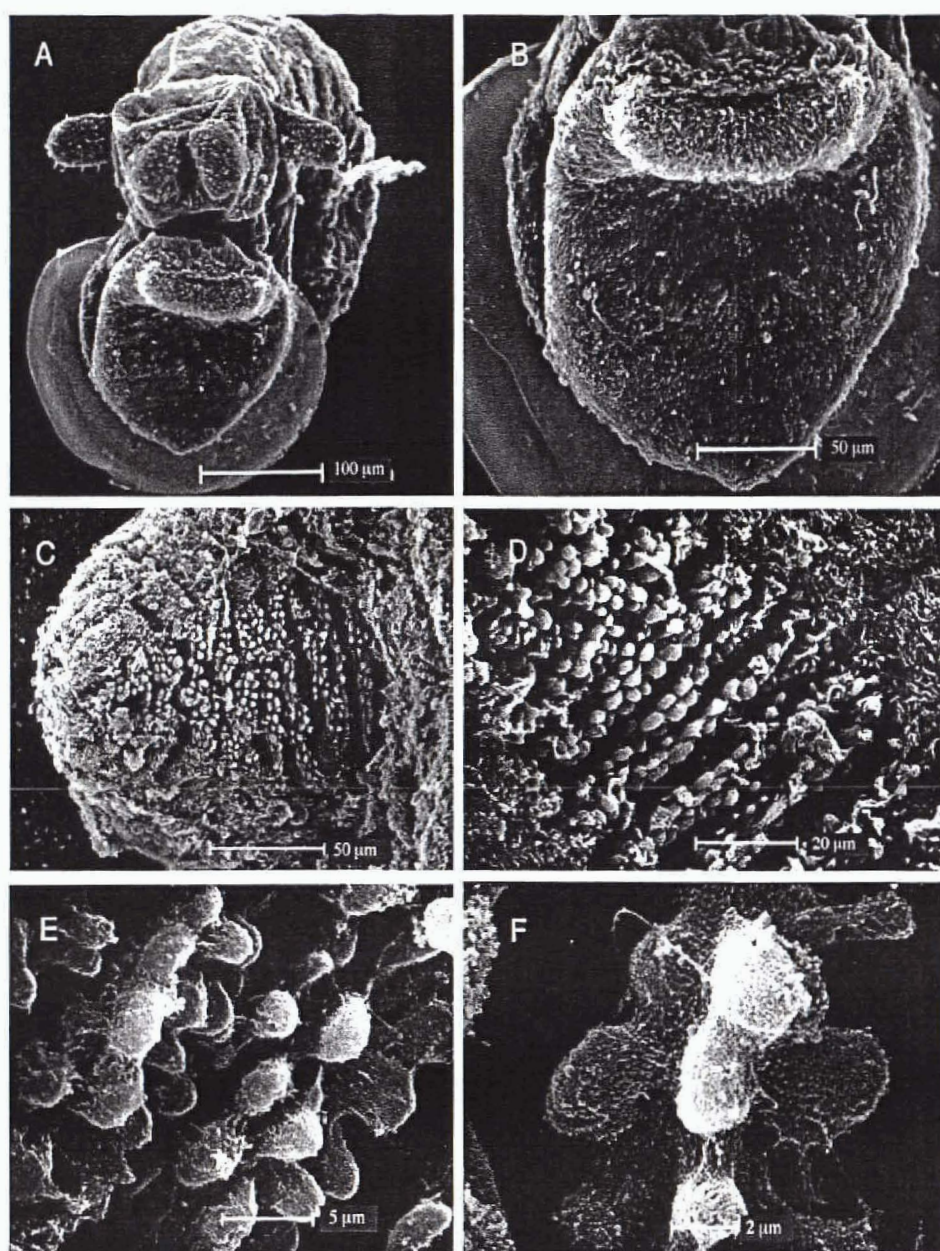


Fig. 58. Detalle de la anatomía externa de *Fissuria fezi*. Propodio del juvenil y del adulto. **A y B.** Ejemplar juvenil de frente. Nótese la superficie cilada del propodio del pie. **C-F.** Ejemplar adulto. **C.** Vista general del propodio. **D-F.** Detalle de las bandas papilares y de las papilas.

Pigmentación externa del manto. El epitelio externo del manto está débilmente pigmentado, salvo en el espacio anterior comprendido entre el lazo del recto y el borde del manto, el cual se oscurece notablemente. Se han observado algunos ejemplares completamente despigmentados.

Cavidad paleal (Tabla 79). Las lamelas están bien desarrolladas y su número oscila entre 10-12 (Fig. 60C). El osfradio es de grosor intermedio, aproximadamente dos veces más largo que ancho, y unas 3,5 veces menor que la longitud de la cavidad paleal. Adopta una posición central respecto al ctenidio, el cual ocupa aproximadamente $1/3$ de la longitud del oviducto paleal.

Tabla 79. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedente de: 1- Yémeda, Cuenca (localidad tipo); 2- Navajas (Fuente La Peña), Castellón.

	Total	1	2
	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 10)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 6)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 4)
Os L	0,19 ± 0,03; 0,16 (0,25-0,15)	0,18 ± 0,03; 0,20 (0,25-0,15)	0,19 ± 0,02; 0,10 (0,21-0,17)
Os W	0,10 ± 0,02; 0,24 (0,13-0,07)	0,09 ± 0,02; 0,29 (0,13-0,07)	0,11 ± 0,01; 0,12 (0,13-0,10)

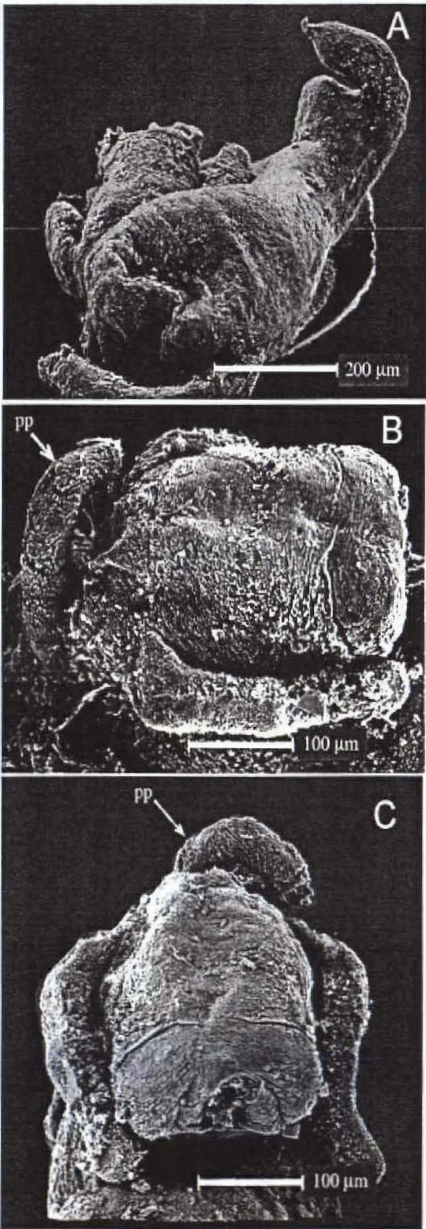


Fig. 59. Pene y pseudopene de *Fissuria fezi*. A. Cabeza y pene del macho. B y C. Cabeza y pseudopene de la hembra. Abreviaturas en el capítulo IV.

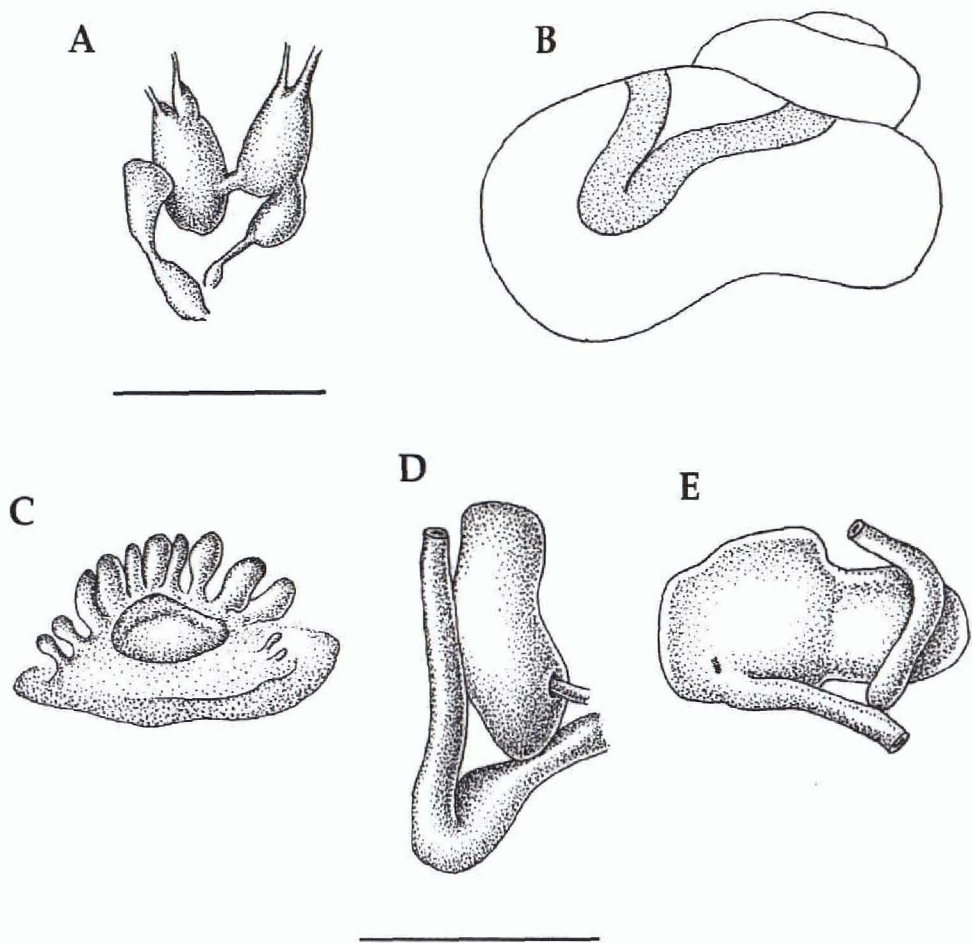


Fig. 60. Anatomía no genital de *Fissuria fezi*. A. Sistema nervioso parcial. B. Pliegue del recto en la cavidad paleal visto por transparencia a través de la concha. C. Ctenidio y osradio. D. Próstata y recto. E. Estómago y saco del estilo. Escala figura A: 250 μ m; figuras B-E: 500 μ m.

Sistema digestivo (Tabla 80). Los lóbulos anteriores del hepatopáncreas solapan a la cámara posterior del estómago casi en su totalidad. El saco del estilo sobresale claramente del lazo intestinal y, aunque la cámara anterior y posterior del estómago tie-

Tabla 80. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1- Yémeda, Cuenca (localidad tipo); 2- Navajas (Fuente La Peña), Castellón.

	Total	1	2
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 7)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 4)
Ss L	0,29 \pm 0,08; 0,26 (0,42-0,20)	0,29 \pm 0,12; 0,40 (0,42-0,20)	0,29 \pm 0,05; 0,17 (0,34-0,22)
Ss W	0,21 \pm 0,05; 0,24 (0,29-0,16)	0,22 \pm 0,07; 0,32 (0,29-0,16)	0,20 \pm 0,04; 0,18 (0,24-0,16)
St L	0,38 \pm 0,07; 0,18 (0,46-0,26)	0,35 \pm 0,10; 0,28 (0,45-0,26)	0,41 \pm 0,03; 0,08 (0,46-0,38)
St W	0,35 \pm 0,08; 0,24 (0,42-0,21)	0,29 \pm 0,10; 0,35 (0,41-0,21)	0,39 \pm 0,05; 0,12 (0,42-0,32)

nen un tamaño muy similar (Fig. 60E), en ocasiones esta última puede ser significativamente menor. El recto forma una U muy cerrada, de modo que las asas del mismo llegan prácticamente a unirse apuntando, en algunos casos, ligeramente hacia la región anterior (Fig. 60B). El ano se sitúa muy cerca del borde del manto.

La rádula es taenioglosa (Tabla 81), mediana (0,35%) y consta de más de 61 filas de dientes (Fig. 57A). El diente central es trapezoidal y posee sendas cúspides basales, una a cada lado (Fig. 57B); éstas son rectas y están separadas por 6,6 μ m. El margen superior de este diente es bastante cóncavo. El dentículo central de este diente es muy alargado y a ambos lados del mismo surgen cinco dentículos largos y afilados que van disminuyendo progresivamente de tamaño hacia los extremos del diente. La lengua basal tiene forma de V. El diente lateral posee una cúspide central muy larga y cuatro o cinco más cortas a ambos lados. Los dentículos de los dientes marginales son también muy largos (Fig. 57C).

Tabla 81. Fórmula y dimensiones de la rádula de ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	5+C+5/1-1
W diente central	~ 6 μ m
Fórmula diente lateral izdo.	5-C-4
Fórmula diente marginal interno	\geq 26 cúspides
Fórmula diente marginal externo	\geq 9 cúspides
L de la rádula	\geq 291 μ m
W de la rádula	58 μ m
Nº de filas	~ 64

Sistema genital masculino (Tabla 82). Algo menos de la mitad de la próstata (Fig. 60D) se encuentra situada en el interior de la cavidad paleal. El pene de los machos de esta especie es apuntado y tiene un pequeño lóbulo en la zona media (Figs. 59A, 61C). En los ejemplares estudiados de la localidad tipo el pene es normalmente pequeño en relación con el tamaño de la cabeza (Fig. 61B) y, aunque generalmente está despigmentado, hemos observado algunos machos con penes provistos de una tenue pigmentación oscura (Fig. 61A) y muy raramente, otros machos con penes muy pigmentados. Además, se ha observado aisladamente la existencia de un ejemplar con un pene y un lóbulo peneal muy desarrollado en la población de Yémeda (Fig. 61A). En este ejemplar el lóbulo del pene se encontraba cerca del ápice y no en la mitad del pene, tal y como es habitual y, además, presentaba pigmentación oscura desde el lóbulo hasta la punta del pene. La longitud del pene en los ejemplares de la población de Castellón es mayor que los de la localidad tipo. La base del pene, generalmente, no está ensanchada y es prácticamente del mismo grosor que el resto. El conducto peneal ondula muy ligeramente en la base del pene y discurre recto desde su zona media hasta el ápice, junto al borde convexo del mismo.

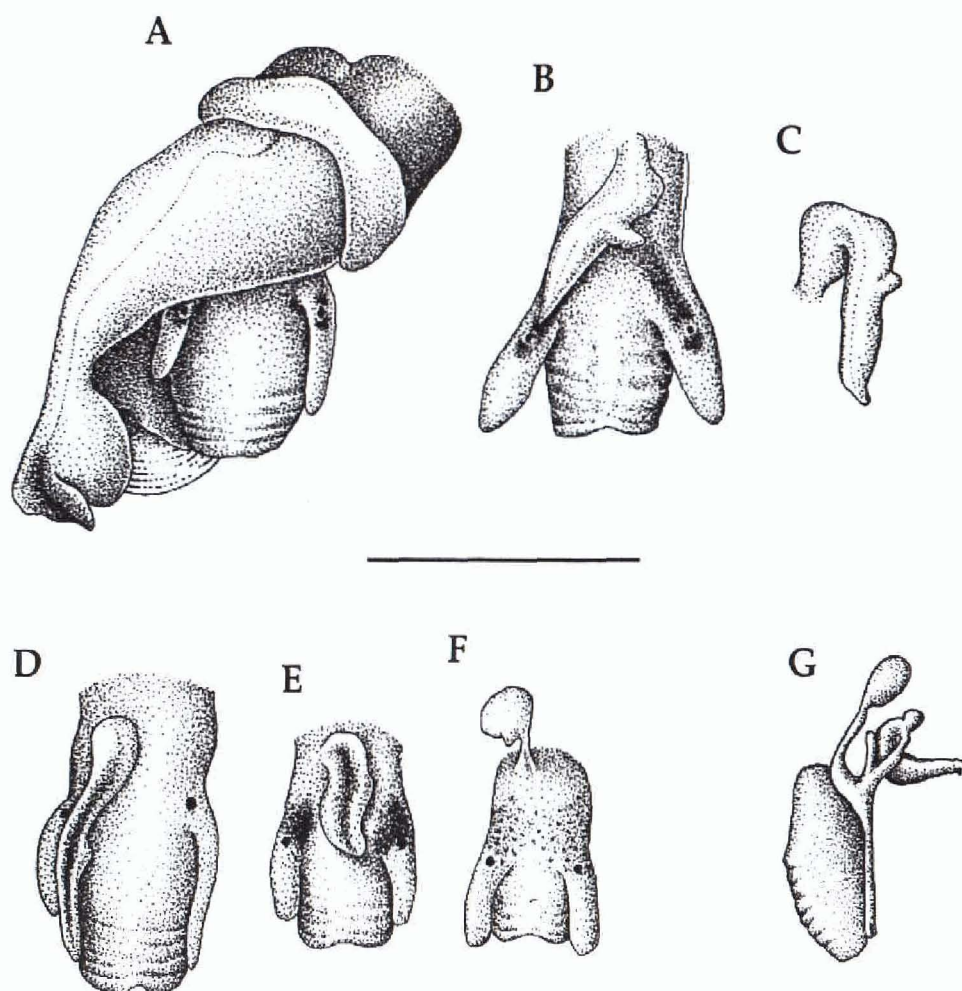


Fig. 61. Sistema genital anterior femenino y masculino de *Fissuria fezi*. A, B y C. Cabezas de machos y penes. D, E, F. Cabezas de hembras y pseudopenes. G. Genitalia femenina anterior. Escala: 500 μ m.

Sistema genital femenino (Tabla 83). El oviducto paleal es pequeño respecto al tamaño de las estructuras anejas (oviducto renal y BC) y no presenta el típico estrechamiento característico descrito en el género *Neohoratia* (Boeters, 1988) (Fig. 61G). Más de 2/3 del mismo se sitúan en la cavidad paleal. En la localidad tipo, la cápsula glandular es mayor que la glándula del albumen y prácticamente toda se encuentra comprendida en el interior de la cavidad paleal, mientras que en la población de Castellón, las proporciones relativas de ambas glándulas varían. Se trata de datos preliminares ya que sólo se ha podido estudiar un número muy pequeño de hembras. En posición natural, el oviducto renal forma un lazo semicerrado de 360° que se apoya sobre la bursa copulatrix. En la genitalia anterior de esta especie hay una diminuta bursa copulatrix y dos receptáculos seminales situados en posición 1 y 2 (Fig. 61G). El RS1 es alargado y se encuentra próximo a la bifurcación que forma el conducto de la bursa con el oviducto. El RS2 es más pequeño y redondeado en los ejemplares de Cuenca, mientras que en los de Castellón es de mayor longitud. El conducto de la bursa es muy largo en relación a la longitud de la bursa. El oviduc-

Tabla 82. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Yémeda, Cuenca (localidad tipo); 2- Navajas (Fuente La Peña), Castellón.

	Total	1	2
	Media ± S.D;C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D;C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D;C.V (Máx-Mín)
Pr L	0,53 ± 0,05; 0,10 (0,58-0,46) (n= 4)	0,50 ± 0,06; 0,13 (0,55-0,46) (n= 2)	0,56 ± 0,04; 0,07 (0,58-0,53) (n= 2)
Pr W	0,27 ± 0,04; 0,16 (0,32-0,21) (n= 4)	0,27 ± 0,07; 0,27 (0,32-0,21) (n= 2)	0,27 ± 0,01; 0,03 (0,28-0,27) (n= 2)
P L	0,50 ± 0,17; 0,35 (0,73-0,30) (n= 7)	0,41 ± 0,10; 0,24 (0,57-0,30) (n= 5)	0,73 ± 0,01; 0,01 (0,73-0,72) (n= 2)
P W	0,10 ± 0,03; 0,27 (0,13-0,06) (n= 7)	0,09 ± 0,02; 0,27 (0,13-0,06) (n= 5)	0,12 ± 0,01; 0,10 (0,13-0,11) (n= 2)
L. P. L	0,09 ± 0,05; 0,49 (0,16-0,05) (n= 4)	0,07 ± 0,03; 0,47 (0,10-0,05) (n= 2)	0,12 ± 0,06; 0,51 (0,16-0,07) (n= 2)
L. P. W	0,07 ± 0,02; 0,05 (0,09-0,05) (n= 4)	0,06 ± 0,01; 0,25 (0,07-0,05) (n= 2)	0,09 ± 0,01; 0,08 (0,10-0,09) (n= 2)
Longitud cabeza	0,56 ± 0,06; 0,11 (0,64-0,48) (n= 5)	0,56 ± 0,07; 0,13 (0,64-0,48) (n= 4)	0,55 (n= 1)
P L/L cabeza	0,80 ± 0,37; 0,46 (1,31-0,47) (n= 4)	0,73 ± 0,17; 0,27 (0,81-0,47) (n= 3)	1,31 (n= 1)

to renal se engrosa en el tramo posterior al RS2 (Fig. 61G). La bursa copulatrix es pequeña, ovalada, y mide 1/4 de la longitud del oviducto paleal, del cual sobresale posteriormente.

Todas las hembras adultas de esta especie poseen un pene, homólogo en su forma y posición al del macho (Figs. 59B, C, 61D-F). Este pseudopene presenta un minúsculo lóbulo en su zona media y es más corto y estrecho que el pene masculino. El pseudopene posee un conducto peneal que se continúa con un conducto ciego de longitud indeterminada, que correspondería al vaso deferente anterior. En algunas hembras el pseudopene presenta pigmentación oscura en casi toda su longitud. Todas las hembras estudiadas que poseen este carácter tienen la gónada femenina y los conductos y glándulas sexuales de la región anterior (BC, RS1, RS2, oviducto paleal y glándulas del albumen y capsular) completamente desarrollados. Tras el estudio de varias secciones histológicas, hemos comprobado que, además del pseudopene, no existe ningún órgano de naturaleza masculina. Estos pseudopenes no poseen estructuras de tipo glandular o nerviosa, sino fibras musculares y espacios hemocélicos.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Hasta fechas recientes, se consideraba que la distribución de esta especie se limitaba a la localidad tipo (Boeters, 1988). Tras el extensivo

Tabla 83. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Yémeda, Cuenca (localidad tipo); 2- Navajas (Fuente La Peña), Castellón.

	Total	1	2
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media (n= 1)
Op L	0,52 \pm 0,16; 0,32 (0,82-0,34) (n= 6)	0,53 \pm 0,18; 0,34 (0,82-0,34) (n= 5)	0,46
Op W	0,26 \pm 0,06; 0,23 (0,36-0,19) (n= 6)	0,24 \pm 0,04; 0,15 (0,27-0,19) (n= 5)	0,36
G.a. L	0,29 \pm 0,07; 0,26 (0,34-0,23) (n= 2)	0,34 (n= 1)	0,23
C.g. L	0,35 \pm 0,18; 0,52 (0,48-0,22) (n= 2)	0,48 (n= 1)	0,22
RS1 L	0,07 \pm 0,02; 0,26 (0,09-0,05) (n= 3)	0,07 \pm 0,03; 0,37 (0,09-0,05) (n= 2)	0,07
RS2 L	0,08 \pm 0,06; 0,76 (0,12-0,04) (n= 2)	0,04 (n= 1)	0,12
BC L	0,14 \pm 0,03; 0,22 (0,16-0,11) (n= 3)	0,13 \pm 0,04; 0,30 (0,16-0,11) (n= 2)	0,19
BC W	0,08 \pm 0,02; 0,28 (0,11-0,06) (n= 3)	0,07 \pm 0,00; 0,06 (0,07-0,06) (n= 2)	0,11
dBC L	0,14 \pm 0,01; 0,07 (0,15-0,13) (n= 3)	0,14 \pm 0,01; 0,07 (0,14-0,13) (n= 2)	0,15
L Pseudopene	0,31 \pm 0,12; 0,38 (0,47-0,14) (n= 6)	0,30 \pm 0,13; 0,43 (0,47-0,14) (n= 5)	0,35
LPseud./Lcabeza	0,57 \pm 0,27; 0,47 (0,98-0,25) (n= 5)	0,56 \pm 0,31; 0,54 (0,98-0,25) (n= 4)	0,61

trabajo de muestreo realizado en la península Ibérica, se ha identificado otra pequeña población en Castellón de *F. fezi*, por lo que, además de ampliar su área de distribución, aumenta las esperanzas de encontrar otras poblaciones en zonas intermedias aún no localizadas y las posibilidades de supervivencia de esta especie.

Fuente Roble es una surgencia natural de agua que llena una balsa de cemento (el agua ocupa unos 15-20 cm de profundidad) y está completamente cubierta de vegetación, principalmente de hojas de chopo y juncos. Sin embargo, en la Fuente de La Peña (Navajas) no hay apenas vegetación y *F. fezi* se localiza en las piedras y sedimento fino del fondo de la misma. Se trata de una fuente artificial con seis caños de los que mana agua procedente de un manantial cercano. A pesar de su proximidad,

no parece existir ninguna relación entre esta fuente y el manantial La Esperanza (Navajas), localidad tipo de *Tarraconia gasulli*. Ambas poblaciones son pequeñas y sus hábitats, susceptibles de ser alterados.

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS. Los datos siguientes corresponden a la localidad tipo. Sólo se tomaron medidas de la calidad del agua del mes de marzo. Temperatura: 16,5°C; pH: 6,3; oxígeno disuelto: 2,96 ppm; turbidez: 0,22 ppm; conductividad: 1.550 µs; calcio: 363 mg/l; dureza de carbonatos: 16°dh; alcalinidad: 5,5 mval/l; dureza total: 54,5°dh. Las cinco primeras medidas se tomaron en el canal de desagüe y las cuatro últimas, en el agua directamente procedente de la surgencia.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium personatum*, *Melanopsis* sp., *Succinea* sp. y *Pseudamnicola navasiana*.

VARIABILIDAD INTRA E INTERESPECÍFICA. A pesar de las diferencias morfométricas existentes entre las dos poblaciones de *F. fezi*, se ha preferido incluir la población de Castellón de forma provisional, a la espera de poder obtener un mayor número de ejemplares para su estudio. Los resultados obtenidos en el análisis molecular muestran la relación ambigua de esta población respecto a *F. fezi* de Cuenca y a *T. gasulli* de la misma localidad (Fuente de la Peña). Sin embargo, no es posible confundir a ambas especies dadas sus enormes diferencias anatómicas, basadas fundamentalmente en las características de la genitalia femenina.

Los datos disponibles de *F. boui* son muy escasos, a pesar de lo cual se puede afirmar que *F. fezi* presenta claras características diferenciales en relación con las otras dos especies descritas de este género, *F. planospira* y *F. boui* (véase Boeters, 1981 y Bodon *et al.*, 1996). Así, las conchas de *F. fezi* son más parecidas a las de *F. boui* que a las de *F. planospira*. Esta última especie carece de ctenidio y presenta un opérculo cuyos bordes son dobles. Mientras que *F. boui* posee "estructuras verrugosas" en el pene, *F. planospira* y *F. fezi* disponen de un único lóbulo peneal que en el caso de *F. planospira* se describe "con aspecto glandular". En estas dos últimas especies se han citado ejemplares completamente despigmentados. El diente central de la rádula de *F. fezi* tiene una sola cúspide basal, mientras que en *F. planospira* puede haber una o dos. En relación al pliegue del recto en la cavidad paleal, tanto en *F. fezi* como en *F. boui*, adopta forma de U, mientras que el de *F. planospira* está mucho más plegado. *Fissuria fezi* es la única especie de este género en la que se ha descrito un caso de pseudohermafroditismo.

OBSERVACIONES. La primera descripción, basada únicamente en caracteres conquiológicos, la realizó Altimira en 1960 en base a ejemplares recogidos en la localidad tipo. Denominó esta especie como *Valvata* (? *Tropidina*) *fezi* (familia Valvatidae) e

ilustró esta breve descripción con dos dibujos de la concha, uno en posición frontal y otro en posición "umbilical". Su descripción dice así: "concha sólida, algo troquiforme, muy pequeña, lisa y de color amarillo sucio; 2,3/4-3 vueltas de rápido crecimiento, la primera casi siempre erosionada, la última mucho más ancha que el doble de la precedente, hinchada; abertura ovalada y con una leve angulosidad superior, engrosada interiormente por un labio poco perceptible, delgado y ancho; ombligo mediano, que parece excéntrico por el gran desarrollo de la última vuelta; opérculo característico del género. Altura: 0,6 mm. Diámetro: 1 mm" (transcripción del original). Esta especie fue dedicada por Altimira al Dr. Siro de Fez. La ilustración de la concha que figura en este trabajo no se asemeja mucho a las de las figuras 56A, E y F. Se trata de una concha más aplanada, con una última vuelta muy desarrollada y una abertura muy grande, completamente frontal, y con el labio interno muy fino. Las conchas que hemos estudiado procedentes de la localidad tipo son más altas ($\bar{X} = 0,8$), ligeramente más anchas ($\bar{X} = 1,1$) y algo diferentes en cuanto a los últimos rasgos mencionados. En cambio, el lectotipo examinado (Figs. 56A-D, J) es, en cuanto a la forma y el tamaño, similar a los ejemplares recientemente analizados de Yémeda.

Unos años más tarde, Binder (1966), en un artículo sobre *Valvata minuta*, rechaza la pertenencia de *Valvata fezi* a la familia Valvatidae y la incluye dentro de la familia Hydrobiidae por la concha embrionaria y el tipo de rádula. La concha embrionaria es, según Binder (1966), "lisa y brillante y forma 1-1 1/4 vueltas de espira. Su sutura es poco profunda lo que le otorga un particular aspecto inflado en comparación con las siguientes vueltas. La concha embrionaria está siempre claramente delimitada en relación a la concha postembrionaria por una discontinuidad en el crecimiento. Además, no está siempre situada en el mismo plano de enrollamiento que el resto, lo que produce la impresión de un encogimiento de la segunda vuelta, encogimiento cuyo emplazamiento varía de un individuo a otro" (traducción del original en francés). La rádula es diferente de la del género *Valvata*, "es una rádula típica de la familia Hydrobiidae, con sus dentículos accesorios a ambos lados del diente central, la base del diente lateral muy alargada, provista de un talón y de un repliegue sinuoso". Este autor no resuelve la adscripción genérica de esta especie, sino que la relaciona con un conjunto de "pequeños moluscos de aguas subterráneas del norte de Italia y Yugoslavia" que presentan las mismas características en cuanto al opérculo, la rádula y la concha embrionaria que *Valvata minuta*. A pesar de lo contradictorio de esta comparación, se ha demostrado que esta especie no estaba bien denominada y ha sido posteriormente llamada *Hauffenia (Neohoratia) minuta* (Bernasconi, 1975) y más recientemente *Neohoratia cf. minuta* (Boeters, 1988).

Posteriormente, Boeters (1988), basándose en la descripción original de Altimira (1960), denomina a esta especie *Neohoratia (?) fezi* y descarta, tal y como ya lo hiciera anteriormente Binder (1966), su inclusión en el género *Valvata*, mencionando nuevamente como característica diferencial que la concha esté ensanchada de forma des-

proporcionada en el último cuarto antes de la abertura (en visión superior). Como hasta la fecha no se había estudiado la anatomía de esta especie, Boeters considera dudosa la adscripción de esta especie al género *Neohoratia*.

Por tanto, esta es la primera vez que se describe la anatomía de esta especie. Tras el estudio de ésta y en relación con el género anteriormente mencionado, podemos concluir que el conjunto de caracteres que esta especie posee es claramente diferente de aquellos que caracterizan al género *Neohoratia*, fundamentalmente en la presencia de una bursa copulatrix y dos receptáculos seminales en posición 1 y 2, así como la presencia en el diente central de una sola cúspide basal en cada mitad basal del diente. La existencia de hembras con una excrecencia cefálica es un rasgo que comparte con algunas poblaciones del género *Islamia*. Respecto a este carácter, que será posteriormente discutido, es importante destacar que el pseudopene presente en las hembras de esta especie es de mayor tamaño que el hallado en el resto de los hidróbidos peninsulares.

Otro rasgo particular de esta especie que no ha sido observado en ningún otro hidróbido es la presencia de papilas en el propodio que podrían corresponder a glándulas relacionadas con la función locomotora o con la función reproductora para la puesta de las cápsulas (Fretter y Graham, 1994: 110-120). Algo similar ha sido descrito en *Lithoglyphopsis modesta*, especie de la familia Pomatiopsidae, la cual posee en el propodio una masa de glándulas tubulares que forma un racimo sobre la comisura pedal (Davis *et al.*, 1992: 279).

La total despigmentación observada en algunos ejemplares estudiados podría estar relacionada con un hábitat de tipo intersticial. Por otro lado, debido al diminuto tamaño del sistema genital anterior de esta especie, el conjunto de los órganos genitales femeninos resulta difícil de diferenciar y de estudiar con el estereomicroscopio. Por ello, el número de medidas tomadas es inferior que en otras especies.

Uno de los caracteres más interesante de esta especie reside en el pseudopene que presentan las hembras. Es bien sabido que los moluscos presentan una amplia variedad de "comportamientos sexuales". En la subclase Prosobranchia se estima que tan sólo el 3% del total de especies que la componen son hermafroditas mientras que el resto son gonocóricas (Heller, 1993). Este hermafroditismo es casi siempre protándrico —un individuo es, a lo largo de su ciclo vital, macho para luego transformarse en hembra— (Webber, 1977; Wright 1988, 1989; Bieler y Hadfield, 1990) pero también se dan casos de alternancia de sexos (cuando el cambio de sexo se produce repetidas veces a lo largo del ciclo vital del individuo). Sin embargo, han sido citados numerosos casos de especies que, como *F. fezi*, responden a un modelo diferente denominado pseudohermafroditismo. Este fenómeno ha sido descrito en diversas especies de Caenogastropoda (Thiriot-Quievreux, 1982; Fioroni *et al.*, 1990, 1991) y su presencia ha sido considerada como un estado constante y se ha interpretado como un indicio de la existencia de hermafroditismo protándrico (Thiriot-Quievreux, 1977;

Gosliner y Liltved, 1982) y también como un estado condicionado por factores de tipo ambiental (Thiriot-Quievreux, 1982).

En algunos Rissoidae (*Rissoa bruguieri*, *R. ventricosa*, *R. violacea*, *R. auriscalpium*, *Alvania cimes*, *A. cancellata*, etc.) se describe la existencia en todas las hembras de un pene que cambia de talla a lo largo del año según la localización geográfica (Thiriot-Quievreux, 1982). Estos penes pueden variar desde pequeñas excrecencias, penes con forma de lengüeta hasta auténticos penes de tamaño ligeramente inferior al del macho, fenómeno denominado hermafroditismo protándrico. También se dan casos de hermafroditismo simultáneo y secuencial en *Valvata piscinalis* y en especies de la familia Calyptraeidae, respectivamente. No se conocen, sin embargo, casos de autofecundación.

El pseudohermafroditismo natural (Fioroni *et al.*, 1990) y el de carácter ambiental o "imposex" (Smith, 1971) se definen por la aparición en organismos con un sistema genital dominante (determinado por la naturaleza de su gónada) de determinadas estructuras o conductos genitales propios del sexo contrario (Oehlmann *et al.*, 1991). Este fenómeno es más frecuente en hembras que en machos y se manifiesta en la presencia de un pene de tamaño variable en las hembras juveniles y adultas (Fioroni *et al.*, 1991). No hemos encontrado ningún caso de hermafroditismo real tras el estudio histológico de las hembras recogidas durante los meses de marzo y noviembre. Las hembras adultas poseen, simultáneamente, un pene bien desarrollado, frecuentemente de menor tamaño que el de los machos, y un ovario bien desarrollado y funcional. No se observa ningún indicio de procesos degenerativos de los conductos genitales o de fenómenos de conversión de éstos en órganos sexuales pertenecientes al sexo opuesto. La formación de un pene en hembras con ovario desarrollado ha sido explicada desde un punto de vista hormonal. De esta forma, la diferenciación peneal no dependería del ovario sino de un factor morfogenético producido por los ganglios pedales, liberado por el tentáculo ocular derecho y controlado por otro factor emitido por los ganglios cerebro-pleurales (Le Gall, 1981). Féral (1976) definió este fenómeno en *Ocenebra erinacea* como dependiente de un factor morfogenético, pero introdujo uno nuevo, denominado factor retrogresivo. La preponderancia de un factor sobre otro determinaría la manifestación de este carácter, lo que explica que, dentro de una misma especie, la presencia de un pseudopene en las hembras no se dé en todas las poblaciones (las hembras sin pene carecerían de este factor morfogenético).

El factor de tipo ambiental más conocido, responsable del imposex, es un contaminante denominado TBT (tributyltin), bioácido con capacidad androgénica. Esta sustancia es utilizada en la pintura de los barcos, botes e instalaciones marinas, como fungicida en la agricultura y como sustancia conservadora de la madera; también se añade a numerosos materiales como catalizador (espuma de poliuretano) y como protector contra la descomposición microbiana —en textiles, PVC y otros plásticos—

(Oehlmann *et al.*, 1991). Los moluscos constituyen uno de los grupos de invertebrados más sensibles a la acción de este contaminante, de forma que en la última década se han descrito más de 120 casos de prosobranquios afectados por esta sustancia que presentan notables alteraciones físicas (Bryan y Gibbs, 1991; Huet *et al.*, 1995; Schulte-Oehlmann *et al.*, 1997). Recientemente, se ha definido un nuevo fenómeno denominado "intersex" como respuesta a la acción contaminante del TBT. El intersex es la perturbación de la determinación sexual fenotípica entre gónada y conductos genitales, se traduce en la existencia de hembras que, o bien desarrollan características masculinas en los órganos paleales femeninos, o bien reemplazan sus propios órganos sexuales por los correspondientes órganos masculinos. Este fenómeno ha sido descrito únicamente en *Littorina littorea* de la región costera alemana (Bauer *et al.*, 1997).

La "masculinización" de las hembras afectadas por pseudohermafroditismo ha sido descrita y dividida en diferentes estadios (Gibbs *et al.*, 1987; Oehlmann *et al.*, 1991; Bauer *et al.*, 1997), en función del grado de desarrollo de estructuras ajenas a las del propio sexo. En los casos más extremos, las hembras quedan estériles e incluso mueren. Así, la presencia en *F. fezi* de un pene con conducto peneal y un corto vaso deferente anterior asemejaría esta especie al modelo definido por Fioroni *et al.* (1991) como estado 3a, el cual comprendería aquellas especies que poseen un pene con conducto peneal que se continúa con un vaso deferente corto y ciego. Este estadio también lo presentan otras especies, como *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Hinia reticulata* e *H. obsoleta*. Sin embargo, no hemos encontrado diferencias histológicas entre los penes masculinos y los femeninos en *F. fezi*, tal y como sucede en especies como *Hinia reticulata* y *Nucella lapillus* (Fioroni *et al.*, 1989; Stroben *et al.*, 1992). Tampoco parecen existir explicaciones de tipo funcional a este fenómeno como es el caso de especies de las familias Pilidae y Littorinidae cuyas hembras poseen un ovopositor provisto de un canal ciliado para el transporte de huevos (Fioroni *et al.*, 1990).

En relación con la familia Hydrobiidae, sólo se conoce una especie que presente este fenómeno, *Hydrobia ulvae*. Las hembras de esta especie poseen un pene con un conducto peneal cerrado que surge por detrás del ojo tentacular derecho (Fioroni *et al.*, 1991; Schulte-Oehlmann *et al.*, 1997). Siguiendo el modelo anterior, se correspondería con un estadio denominado I2a (Rothschild, 1938).

El hábitat de las dos poblaciones conocidas de *F. fezi* es diferente. En Yémeda, el manantial Fuente Roble está muy protegido del entorno y se encuentra en un valle con una moderada actividad agrícola y ganadera. La población de Navajas se encuentra en un desfiladero con frecuentes surgencias que forman cascadas. No parece existir en él ninguna actividad humana cercana. Dada la aparente estabilidad y pureza del medio físico en donde habitan, probablemente, la existencia de un pseudopene en las hembras de esta especie sea debida a características intrínsecas y no tanto a fenómenos inducidos por condicionantes ambientales.

PSEUDOHAUFFENIA n. gén.

ESPECIE TIPO: *Pseudohauffenia azarum* (Boeters y Rolán, 1998).

ETIMOLOGÍA. El nombre genérico deriva de su gran similitud con el género *Hauffenia*.

DIAGNOSIS. Las conchas son de tipo valvatiforme o troquiforme, con un número de vueltas de espira que oscila entre 3,5 y 4, y una protoconcha con la microescultura marcadamente punteada. El ombligo es de diámetro pequeño o intermedio. Abertura generalmente frontal, redondeada con bordes finos y no engrosados. El labio externo de la apertura no presenta ninguna sinuosidad. Opérculo córneo, ovalado y paucispiral, con un núcleo prácticamente central aunque, en ocasiones, puede estar situado en una posición ligeramente submarginal. El opérculo no presenta ganchos o protuberancias internas. Ausencia de pigmentación corporal y, en ocasiones, también de manchas oculares. Ctenidio bien desarrollado con 9-13 lamelas, aproximadamente. Estómago sin ciego gástrico. El recto en la cavidad paleal se pliega en forma de U. La rádula es taenioglosa y su diente central presenta dos cúspides basales a cada lado. Los conectivos supra y subesofágicos son largos. No existe un ganglio pleural izquierdo. El ovario es una masa compacta pequeña situada por detrás del estómago. La genitalia anterior femenina está constituida por una diminuta y pedunculada bursa copulatrix y por un receptáculo seminal situado en posición 2. El pene es grande y presenta dos lóbulos bien desarrollados, uno en su cara interna y cerca del ápice y el otro en la cara externa de la base que, en ocasiones, está poco desarrollado.

INTRODUCCIÓN. Otros géneros europeos que presentan la combinación de bursa copulatrix pequeña y RS2 son: *Pseudohoratia*, *Hauffenia*, *Lyhnidia*, *Zaumia* y *Erythropomatiana*. De todos ellos, es necesario hacer una especial mención a *Hauffenia* por sus características morfológicas y por su distribución geográfica. *Hauffenia* está formado por un conjunto de especies diminutas, habitualmente intersticiales, que poseen una marcada variabilidad. Su área de distribución se extiende a Austria, la península Balcánica, Italia, Suiza y sur de Francia. En España todas las especies asignadas a este género han sido posteriormente sinonimizadas: *Hauffenia* (*Neohoratia*) *sturmi* (actualmente *Boetersiella sturmi*), *H.* (*Neohoratia*) *coronadoi schuelei* (actualmente *Islamia schuelei*) y *H.* (*Neohoratia*) *gasulli* (actualmente *Tarraconia gasulli*).

Hauffenia ha sido históricamente relacionado con *Horatia* (Pollonera, 1898; Taylor, 1966) y considerado como género válido desde 1932 (Kuscer, 1932 y 1933; Radoman, 1966 y 1983; Bole, 1970; Haase 1992 y 1993a). Se trata de un género del que se

han descrito varias especies muy distintas entre sí, lo que ha generado una gran confusión a la hora de establecer los caracteres diagnósticos. En su última revisión (Haase, 1993a) se admiten como válidas únicamente seis especies y se definen sus características principales.

La aparición de un apéndice o una extensión del opérculo en su cara interna, uno de los caracteres más relevantes de *Hauffenia*, fue utilizado para diferenciar los siguientes subgéneros (Giusti y Pezzoli, 1980; Radoman, 1983): *Hauffenia* s. str, *Vrania* y *Neohoratia*. El primero posee un opérculo con una protuberancia interna muy desarrollada. Las especies incluidas en el mismo son: *H. (H.) tovunica* y *H. (H.) michleri*. El segundo subgénero, *Vrania*, presenta en el opérculo una protuberancia interna poco desarrollada (Radoman, 1983) y está representado por dos especies: *H. (V.) wagneri* y *H. (V.) kerschneri*. Por último, *Neohoratia*, carece por completo de protuberancias en el opérculo (Schütt, 1961) y a él pertenecen, aparte de las especies ibéricas anteriormente citadas, las siguientes especies: *H. (N.) media*, *H. (N.) kusceri* y *H. (N.) minuta*. Esta subdivisión basada en un único carácter no se considera actualmente válida (Giusti y Pezzoli, 1980; Haase, 1993) y, teniendo en cuenta que se admite que *Hauffenia* presenta siempre una protuberancia en el opérculo en mayor o menor desarrollo, las especies asignadas al subgénero *Neohoratia* deberían ser reclasificadas.

El segundo carácter que presenta una inusual variabilidad es el pene. De esta forma, existen especies con penes simples que tienen un estilete interno con una supuesta función copuladora: *H. kerschneri* (ver Haase, 1993a), *H. wienerwaldensis* y *H. michleri* (ver Bole, 1967). Otras especies poseen penes con uno o más diminutos lóbulos en la cara interna: *H. tovunica*, *H. wagneri* (ver Radoman, 1983) y *H. tellinii* (ver Giusti y Pezzoli, 1980). Finalmente, otras especies presentan penes con lóbulos muy desarrollados: *H. kusceri* y *H. minuta*. Como estas dos últimas especies no pertenecen realmente a este género, se considera que este modelo de pene tampoco es característico del mismo.

En resumen, *Hauffenia* presenta, entre otros caracteres: un pene simple con diminutos lóbulos en la cara interna del mismo y, en ocasiones, simple y con un estilete interno; un opérculo con una protuberancia interna más o menos desarrollada; una diminuta bursa copulatriz; un RS2 y una o dos cúspides basales en el diente central (Giusti y Pezzoli, 1980; Radoman, 1983; Haase, 1993a).

De las dos especies anteriores que han sido erróneamente asignadas a este género (Haase, 1993a), *H. minuta* es la que presenta una mayor similitud con *Pseudohauffenia azarum*. Se trata de una especie descrita en el sur de Francia y en Suiza de la que se han descrito a su vez tres subespecies en base a caracteres conculológicos: *H. minuta spirata*, *H. m. consolationis* y *H. m. globulina*. El conjunto de sus caracteres anatómicos (Boeters, 1973 y Bernasconi, 1975, 1984 y 1985) sugieren su clasificación provisional en el nuevo género *Pseudohauffenia*, hasta que el estudio más detallado de su morfología aclare definitivamente su posición sistemática. *Hauffenia kusceri*, de la

región occidental de la península Balcánica, también compartiría muchos rasgos anatómicos con *H. minuta* y *Pseudohauffenia azarum*, pero faltan datos para confirmar su clasificación (Bole, 1961).

En consecuencia, y de forma preliminar, se propone la existencia de un nuevo género, *Pseudohauffenia*, que podría constar de dos especies, *P. azarum* y *P. minuta*, y que abarcaría un área geográfica desde el noroeste de la península Ibérica hasta el sur de Francia.

La presencia de un lóbulo basal en el pene asemeja a *Pseudohauffenia* con otros dos géneros denominados *Avenionia* (Italia y sur de Francia) y *Pseudoavenionia* (Italia). Sin embargo, existen otras características de la genitalia femenina, del sistema respiratorio, etc., que los diferencian claramente de *Pseudohauffenia*. Por otra parte, la ausencia del ganglio pleural izquierdo no ha sido previamente descrita en ningún otro hidróbido. No obstante, se trata de un carácter de difícil interpretación filogenética dada la escasez de información disponible del sistema nervioso de la mayoría de las especies de esta familia.

Pseudohauffenia azarum (Boeters y Rolán, 1988)

SINONIMIAS

Neohoratia azarum Boeters y Rolán, 1988. *Basteria*, 52: 197-200 (concha y anatomía)

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo: Holotipo (Trubia) (15.05/1028) y dos paratipos (15.05/27820) en el MNCN; dos paratipos en el CZL; 50 paratipos en la CER y 14 individuos y 2 juveniles (Borondes) en la BOE.

Otras localidades. Su distribución se restringe a la provincia de Asturias.

Fuente La Broquera, Trubia, Asturias (localidad tipo) UTM: TP60 (E. R.); Fuente La Fontona, Borondes, Ayto. de Grado, Asturias (UTM: 29TQJ4204) (15/6/1992, 14/8/1994, 7/10/1998) (E.R., E.R., R.A. y L.B.); regato bajo una pared al borde de la carretera en Bayo, Grado, Asturias UTM: 29TQ54102 E. R.; Arroyo en Cabo Peñas, Asturias (UTM: 29TQJ6629) (7/7/1991) (J. M. R. y D. M.); Pílon entre Balbordón y Quintana, cerca de Pola de Siero, Asturias (UTM: 29TQJ4204) (15/6/1992) (E.R.); Pozo del Agua, Ventafresnedo, Ayto. de la Masón, Asturias UTM: 30TUN378479, (4/6/1998) (A. C.).



ETIMOLOGÍA. Dedicado a la familia Aza.

LOCALIDAD TIPO. En el área de Soto, en una fuente llamada La Broquera, Trubia, Asturias, UTM: TP60.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 84). Es de tipo troquiforme, estilizada, con la boca redondeada o ligeramente ovalada que está, en ocasiones, girada en dirección al ombligo (Figs. 62A-B). La concha es siempre más alta que ancha. El número de vueltas de espira es algo superior a 3,5 y la última vuelta mide aproximadamente 3/4 de la altura total (Fig. 62D). La protoconcha tiene 1,5 vueltas de espira, una anchura total de 333 μm y una anchura del núcleo de 147 μm , aproximadamente (Fig. 62F). La microescultura de la protoconcha está marcadamente punteada (Fig. 62G) y la de la teleoconcha presenta

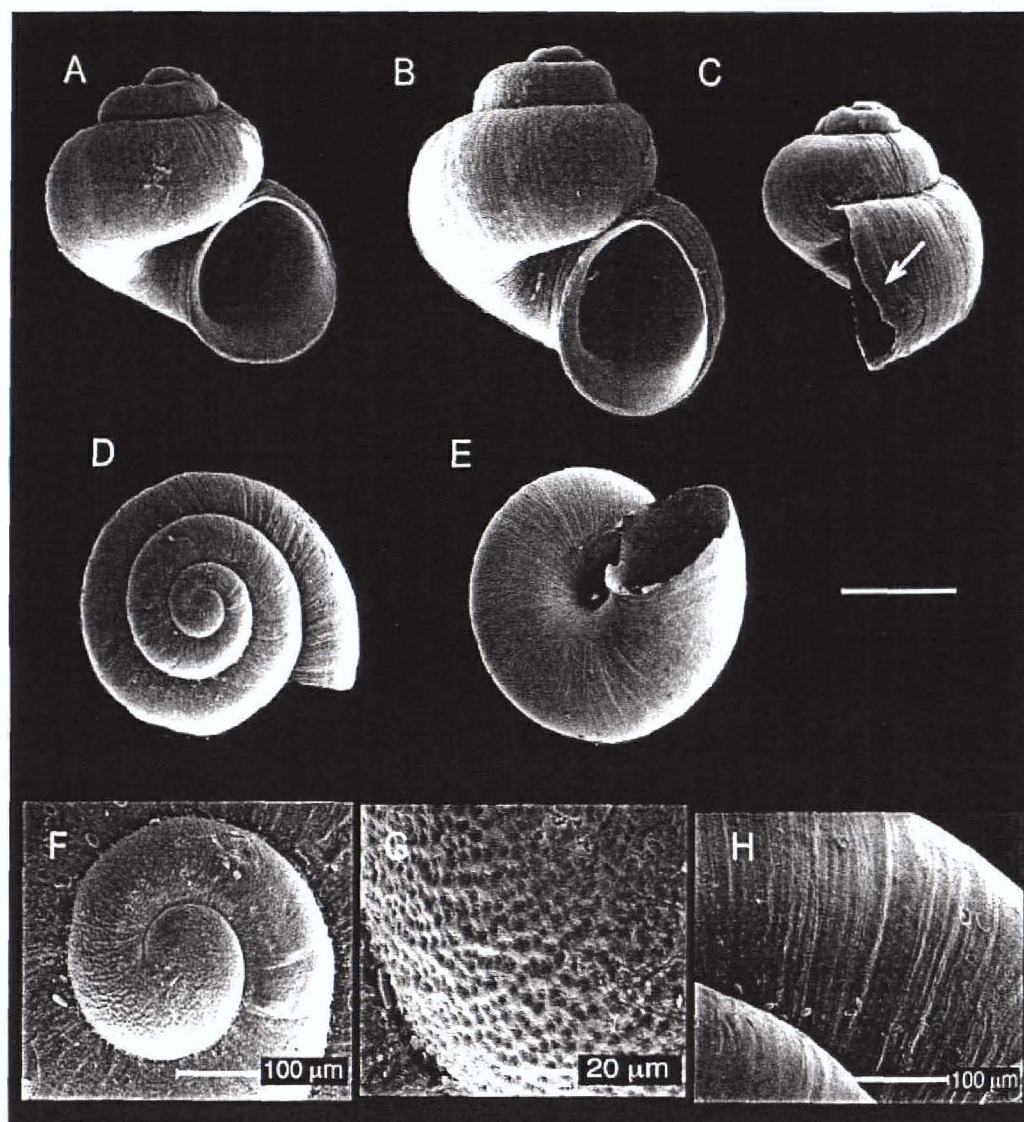


Fig. 62. Conchas de *Pseudohauffenia azarum* procedentes de la población situada entre Balbordón y Quintana (Asturias). A y B. Conchas de frente. C. Concha de perfil. La flecha señala la variz del extremo de la abertura. D. Vista apical de la concha. E. Omblico. F y G. Protoconcha y microescultura. H. Microescultura de la teleoconcha. Escala figuras A-E: 500 µm.

suaves líneas de crecimiento (Figs. 62H). El omblico es pequeño pero está completamente abierto, es decir, no está tapado por el labio interno (Fig. 62E). Su diámetro es aproximadamente de 0,17 mm. Los labios de la abertura son finos. En visión lateral, la concha presenta un borde recto y, en algunos ejemplares, la teleoconcha presenta una variz a la altura del borde de la abertura (Fig. 62C).

La concha es de coloración blanquecina, casi transparente. Solamente en la población de Cabo Peñas es amarillenta y presenta depósitos terrosos muy compactos.

Opérculo (Tabla 85). El opérculo es ovalado y su núcleo es redondeado y de color naranja pálido (Fig. 63B). La huella que deja el músculo del pie en su cara interna tiene forma alargada (Fig. 63A).

Tabla 84. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente La Fontona, Borondes, Asturias; 2- Arroyo en Cabo Peñas, Asturias.

	1	2
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 30)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 9)
SL	1,53 ± 0,08; 0,05 (1,70-1,36)	1,52 ± 0,09; 0,06 (1,63-1,36)
SW	1,43 ± 0,07; 0,05 (1,60-1,30)	1,40 ± 0,10; 0,07 (1,60-1,30)
SL/SW	1,07 ± 0,06; 0,06 (1,18-0,97)	1,08 ± 0,07; 0,06 (1,16-1,00)
AH	0,84 ± 0,03; 0,04 (0,90-0,78)	0,84 ± 0,03; 0,04 (0,90-0,80)
LBW	1,30 ± 0,07; 0,05 (1,46-1,18)	1,32 ± 0,09; 0,07 (1,46-1,16)
WBW	1,16 ± 0,05; 0,04 (1,26-1,08)	1,12 ± 0,07; 0,06 (1,23-1,00)
AmL	0,79 ± 0,04; 0,05 (0,88-0,68)	0,82 ± 0,05; 0,06 (0,90-0,76)
AmW	0,72 ± 0,06; 0,08 (0,80-0,60)	0,67 ± 0,03; 0,05 (0,73-0,63)
WPW	0,67 ± 0,04; 0,06 (0,76-0,60)	0,62 ± 0,05; 0,08 (0,70-0,53)
WAW	0,26 ± 0,03; 0,11 (0,34-0,20)	0,25 ± 0,02; 0,10 (0,30-0,23)
NSW	3,67 ± 0,21; 0,06 (4,00-3,40)	3,80 ± 0,20; 0,05 (4,00-3,50)

Tabla 85. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de Balbordón-Quintana, Asturias.

	Media	S.D.	C.V.	Máx.	Mín.
OL (n=6)	0,68	0,03	0,04	0,74	0,64
OW (n= 6)	0,53	0,03	0,06	0,58	0,49
OLWL (n=4)	0,30	0,02	0,08	0,33	0,28
OLWW (n=4)	0,22	0,01	0,07	0,24	0,21
NL (n=4)	0,25	0,01	0,04	0,27	0,24
NW (n=4)	0,30	0,03	0,10	0,33	0,26
OL/OW (n=6)	1,29	0,03	0,02	1,32	1,25

Cabeza-pie. La cabeza está completamente despigmentada y solo se distinguen los ojos situados en los lóbulos oculares y unos puntos muy pequeños de color naranja por delante de éstos (Figs. 64A, G). Detrás de los ojos hay unas manchas blancas de color refringente. El bulbo bucal se ve, por transparencia, de color anaranjado.

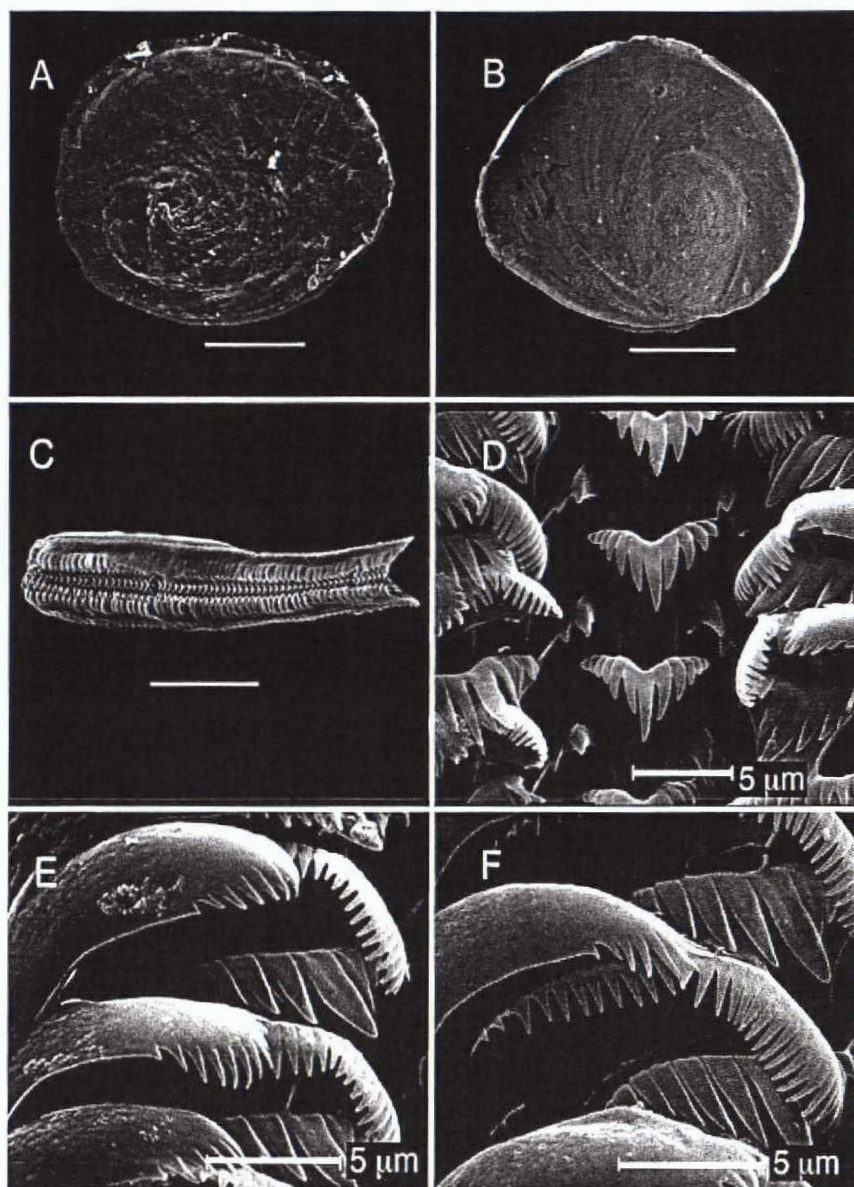


Fig. 63. Opérculos y rádula de *Pseudohauffenia azarum*. Todas las figuras proceden de la población entre Balbordón y Quintana (Asturias). A. Cara interna del opérculo. B. Cara externa del opérculo. C. Rádula completa. D. Diente central de la rádula. E y F. Dientes laterales, marginales internos y externos. Escala de las figuras A y B: 200 μm . Escala de la figura C: 100 μm .

En las hembras de todas las poblaciones de esta especie es común la existencia de una excrecencia cefálica del tipo denominado por varios autores como nódulo nucal (Davis y Pons da Silva, 1984; López Armengol, 1996) (Fig. 64A). Este nódulo mide aproximadamente $1/4$ de la longitud del pene masculino (Tabla 90) y menos de $1/4$ de la longitud de la cabeza. Tan solo una hembra de las estudiadas, procedente de la población de Cabo Peñas, carecía de este órgano.

Sistema nervioso. Las características más sobresalientes del mismo residen en la ausencia del ganglio pleural izquierdo y en el gran desarrollo del ganglio subesofágico (Fig. 64B). El largo conectivo subesofágico, más ancho que el supraesofágico,

une el ganglio cerebral izquierdo con el ganglio subesofágico. Éste último es redondeado y muy voluminoso. El ganglio cerebral izquierdo es de igual tamaño que el derecho. El esófago, a nivel del conectivo cerebroideo, discurre prácticamente en línea recta formando una ligera curva a la altura del ganglio pleural izquierdo. Las medidas de los ganglios y conectivos son los siguientes: longitud del ganglio cerebral izquierdo: 0,22 mm; longitud del ganglio cerebral derecho: 0,22 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,16 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,18 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,12 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,10 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,10 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,26.

Pigmentación externa del manto. El manto carece de pigmentación, de forma que el cuerpo se ve completamente blanco.

Cavidad paleal (Tabla 86). El ctenidio está bien desarrollado, tiene un número variable de lamelas que oscila entre 11 y 13 (Fig. 64C) y ocupa algo menos de 2/3 de la longitud de la cavidad del manto. Las lamelas son grandes y anchas y, frecuentemente, disminuyen de longitud y grosor en la región anterior del manto, por lo que resulta difícil distinguirlas. El osfradio es ovalado, voluminoso y ocupa una tercera parte de la longitud de la cavidad paleal. Está situado en posición central o posterior respecto al ctenidio. El riñón tiene una longitud total aproximada de 0,45 mm, es de color amarillento y está situado completamente posterior a la cavidad paleal (Fig. 64D).

Tabla 86. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Balbordón-Quintana, Asturias; 2- Borondes, Asturias; 3- Cabo Peñas, Asturias.

	Total	1	2	3
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 5)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Os L	0,27 ± 0,04; 0,14 (0,31-0,21)	0,24 ± 0,04; 0,17 (0,27-0,21)	0,29 ± 0,04; 0,14 (0,31-0,26)	0,30
Os W	0,12 ± 0,05; 0,44 (0,21-0,08)	0,16 ± 0,08; 0,51 (0,21-0,10)	0,09 ± 0,01; 0,16 (0,10-0,08)	0,11

Sistema digestivo (Tabla 87). El ano se sitúa muy próximo al borde del manto. El recto adopta, generalmente, una suave o pronunciada forma de U, a veces orientada hacia la región anterior (Fig. 64E). El saco del estilo no sobresale anteriormente del pliegue intestinal (Fig. 64F). La relación entre la longitud del saco del estilo y la del estómago es ligeramente inferior a 3/4. El estómago es ligeramente más largo que ancho y la cámara posterior del estómago es más pequeña.

Tabla 87. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1- Balbordón-Quintana, Asturias; 2- Cabo Peñas, Asturias.

	Total	1	2
	Media ± S.D; CV (Máx-Mín) (n= 3)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Ss L	0,35 ± 0,02; 0,06 (0,37-0,33)	0,34 ± 0,02; 0,06 (0,36-0,33)	0,37
Ss W	0,30 ± 0,07; 0,23 (0,36-0,22)	0,29 ± 0,10; 0,33 (0,36-0,22)	0,31
St L	0,43 ± 0,12; 0,29 (0,57-0,33)	0,36 ± 0,05; 0,14 (0,40-0,33)	0,57
St W	0,42 ± 0,06; 0,14 (0,48-0,37)	0,39 ± 0,03; 0,08 (0,41-0,37)	0,48

La rádula (Tabla 88) es de tamaño mediano (0,25%) (Fig. 63C), su diente central es típicamente trapezoidal y posee dos cúspides basales en cada lado (Fig. 63D). Las cúspides basales internas se curvan apuntando hacia la lengua del diente y ambas están distanciadas 6,84 µm, aproximadamente. Hay cinco dentículos a cada lado del central. La lengua basal tiene forma cuadrada y su margen superior es ligeramente cóncavo. El diente lateral tiene la cara rectangular y su margen externo es recto. El diente lateral presenta tres o cuatro cúspides alargadas a cada lado de la central (Fig. 63E). Los dentículos de los dientes marginales internos son más largos que los del externo (Fig. 63F).

Tabla 88. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad entre Balbordón y Quintana, Asturias.

Fórmula diente central	5+C+5/2-2
W diente central	~ 6,8 µm
Fórmula diente lateral izdo.	4-C-3
Fórmula diente marginal interno	≥ 28 cúspides
Fórmula diente marginal externo	≥ 12 cúspides
L. de la rádula	0,38 mm
W. de la rádula	~ 78 µm
Nº de filas	~ 67

Sistema genital masculino (Tabla 89). La región anterior de la vesícula seminal solapa con la cámara posterior del estómago. La próstata es pequeña y, en ocasiones, se apoya encima del intestino (Fig. 64D). Ocupa 2/3 de la longitud de la cavidad del manto. El pene es mediano, afilado, está totalmente despigmentado y es más pequeño que la cabeza (Fig. 64G). Presenta dos lóbulos muy desarrollados: uno situado en posición sub-terminal con una longitud menor de 1/3 en relación con la longitud del pene (Fig. 64H)

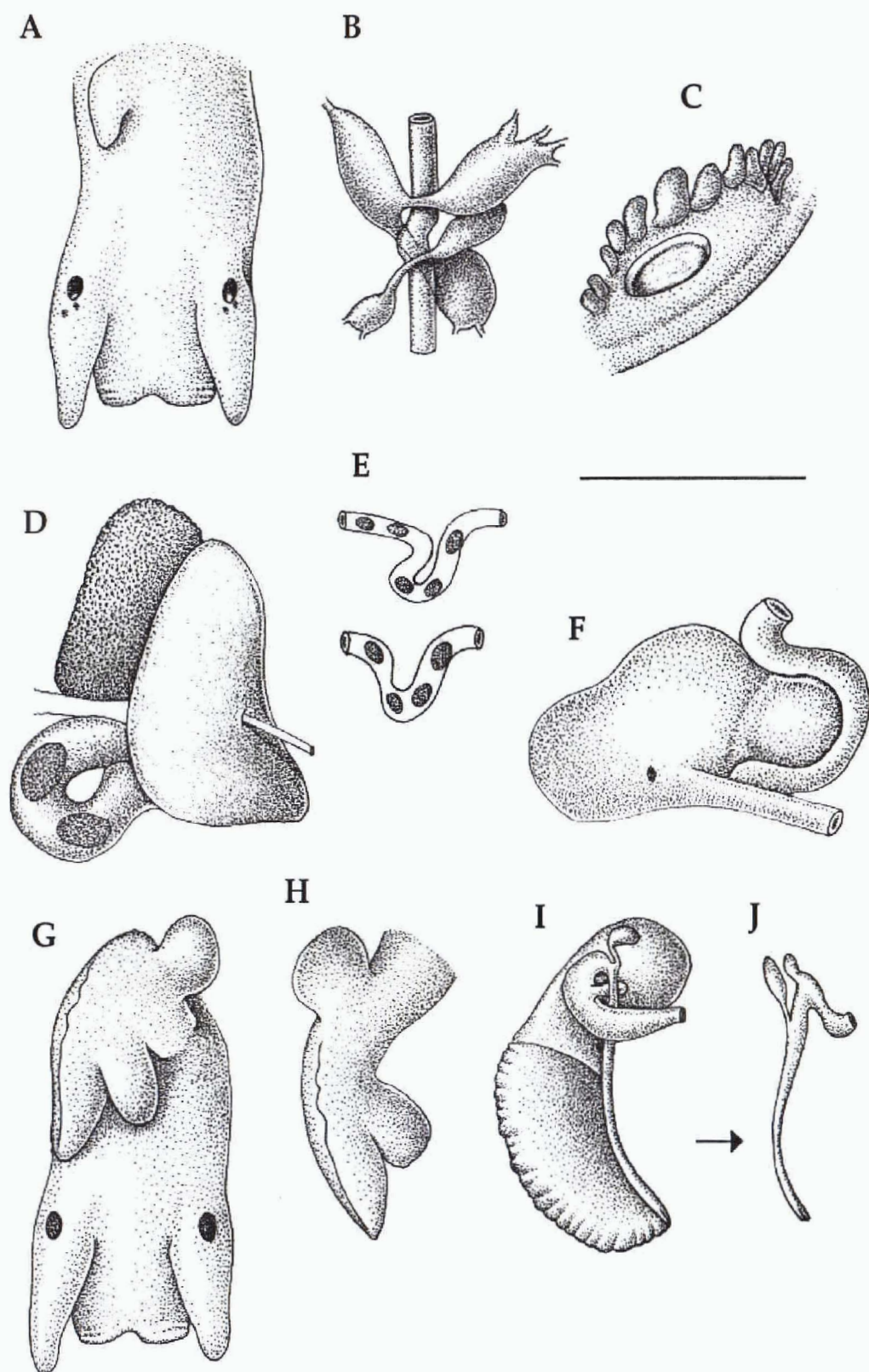


Fig. 64. Anatomía de *Pseudohauffenia azarum*. A. Cabeza de hembra y nódulo nuchal. B. Sistema nervioso parcial. C. Ctenidio y osfradio. D. Próstata, recto y riñón. E. Tipos de plegamientos del recto en la cavidad paleal. F. Sistema digestivo anterior. G. Cabeza de macho y pene. H. Detalle del pene y de los lóbulos peneales. I. Sistema genital anterior femenino completo y J detalle de la bursa y receptáculo seminal tras eliminar el oviducto paleal. Escala: 500 μ m.

pero con una anchura mayor que la del propio pene; el segundo se sitúa en la base del pene, es grande, redondeado y su tamaño puede variar dentro de una misma población. Ambos lóbulos presentan un color blanco nacarado aunque, tras el estudio de secciones histológicas de varios penes, no se ha reconocido ningún origen glandular. El conducto peneal se ondula ligeramente siguiendo el borde convexo del pene.

Tabla 89. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Balbordón-Quintana, Asturias; 2- Borondes, Asturias; 3- Cabo Peñas, Asturias.

	Total	1	2	3
	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Pr L	0,53 ± 0,08; 0,15 (0,58-0,47) (n= 2)	0,53 ± 0,08; 0,15 (0,58-0,47)		
Pr W	0,29 ± 0,02; 0,07 (0,30-0,27) (n= 2)	0,29 ± 0,02; 0,07 (0,30-0,27)		
P L	0,75 ± 0,09; 0,13 (0,89-0,62) (n= 5)	0,75 ± 0,01; 0,01 (0,76-0,74)	0,81 ± 0,10; 0,12 (0,89-0,74)	0,62
P W	0,15 ± 0,02; 0,15 (0,18-0,13) (n= 5)	0,15 ± 0,01; 0,07 (0,16-0,14)	0,16 ± 0,03; 0,20 (0,18-0,14)	0,13
L.p. L	0,23 ± 0,04; 0,16 (0,22-0,04) (n= 5)	0,19 ± 0,03; 0,16 (0,21-0,17)	0,25 ± 0,03; 0,10 (0,27-0,23)	0,24
L.p. W	0,16 ± 0,04; 0,24 (0,21-0,11) (n= 5)	0,16 ± 0,01; 0,06 (0,17-0,16)	0,19 ± 0,04; 0,21 (0,21-0,16)	0,11
Longitud cabeza	0,80 ± 0,18; 0,23 (1,04-0,56) (n= 5)	0,75 ± 0,01; 0,01 (0,74-0,76)	0,97 ± 0,10; 0,10 (1,04-0,90)	0,56
P L/L cabeza	0,95 ± 0,11; 0,12 (1,09-0,82) (n= 5)	1,00 ± 0,03; 0,03 (1,02-0,98)	0,84 ± 0,02; 0,02 (0,85-0,82)	1,09

Sistema genital femenino (Tabla 90). En posición natural el oviducto renal forma un lazo de 180° (Fig. 64I). La genitalia anterior femenina consta de una bursa y un receptáculo seminal en posición 2 (Figs. 64I, J). La bursa copulatriz es muy pequeña, posee un pedúnculo mediano y, en posición natural, se apoya sobre el oviducto paleal. En la descripción original fue interpretada como un receptáculo seminal (RS1). Sin embargo, los estudios histológicos realizados demuestran la existencia de espermatozoides de tipo “desordenado”, característicos de una bursa copulatriz. El RS2 es pequeño, redondeado y frecuentemente sésil (Fig. 64J).

El oviducto paleal es grande y no presenta ningún estrechamiento en su zona media. Este órgano es casi tan grande como la cavidad paleal. La cápsula glandular

ocupa menos de la mitad de la longitud total de la glándula y es de color amarillento. La glándula del albumen es grande en relación con la longitud del oviducto paleal. En ocasiones, el ovario queda en contacto directo con la cámara posterior del estómago.

Tabla 90. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Balbordón-Quintana, Asturias; 2- Borondes, Asturias; 3- Cabo Peñas, Asturias.

	Total	1	2	3
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media (n= 1)
Op L	0,71 ± 0,04; 0,06 (0,76-0,66) (n= 4)	0,71 (n= 1)	0,74 ± 0,03; 0,04 (0,76-0,71) (n= 2)	0,66
Op W	0,29 ± 0,02; 0,06 (0,31-0,27) (n= 4)	0,30 (n= 1)	0,29 ± 0,03; 0,10 (0,31-0,27) (n= 2)	0,29
G.a. L	0,42 ± 0,04; 0,10 (0,47-0,37) (n= 4)	0,43 (n= 1)	0,42 ± 0,07; 0,17 (0,47-0,37) (n= 2)	0,40
C.g. L	0,29 ± 0,06; 0,22 (0,39-0,24) (n= 4)	0,28 (n= 1)	0,31 ± 0,10; 0,32 (0,39-0,24) (n= 2)	0,26
RS2 L	0,08 ± 0,03; 0,34 (0,10-0,05) (n= 4)	0,06 (n= 1)	0,10 ± 0,00; 0,00 (0,10-0,10) (n= 2)	0,05
BC L	0,06 ± 0,02; 0,36 (0,09-0,04) (n= 4)	0,04 (n= 1)	0,07 ± 0,02; 0,28 (0,09-0,06) (n= 2)	0,04
d BC L	0,21 ± 0,09; 0,42 (0,28-0,10) (n= 4)	0,18 (n= 1)	0,28 ± 0,01; 0,04 (0,28-0,27) (n= 2)	0,10
L nódulo nucal	0,17 ± 0,06; 0,34 (0,24-0,10) (n= 7)	0,15 ± 0,08; 0,54 (0,21-0,10) (n= 2)	0,18 ± 0,06; 0,35 (0,24-0,10) (n= 4)	0,16
L nod. nucal/Lcabeza	0,26 ± 0,08; 0,29 (0,35-0,16) (n= 7)	0,25 ± 0,14; 0,55 (0,35-0,16) (n= 2)	0,25 ± 0,07; 0,26 (0,30-0,16) (n= 4)	0,30

HÁBITAT. *Pseudohauffenia azarum* vive en aguas limpias y oxigenadas y en zonas umbrías bajo hojas y ramas. El arroyo en Cabo Peñas es de aproximadamente 40 cm de ancho, tiene una vegetación acuática diversa y un fondo limoso con piedras y grava. En esta localidad, *P. azarum* se encuentra sobre la vegetación acuática y los musgos. La población que habita en un pilón situado entre las localidades de Balbordón y Quintana se halla en las plantas situadas al borde del mismo. En la localidad de El Pozo del Agua han sido encontrados en la orilla de un río subterráneo.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium* sp., *P. casertanum*, *Ancylus* sp., *Belgrandiella asturica* y *Potamopyrgus antipodarum*.

OBSERVACIONES. Esta especie es descrita con las siguientes características (Boeters y Rolán, 1988): "concha pequeña, suave, blanquecina, casi transparente y de forma globosa. Comprende 3,5 vueltas de espira. La última vuelta constituye aproximadamente $3/4$ de la longitud total. La abertura está ligeramente engrosada, pero su borde es delgado. En visión frontal, la abertura es obtusamente ovalada, contacta a escasa distancia con la última vuelta y está ligeramente ensanchada en su base. La abertura no asciende ni desciende en la última vuelta. El ombligo es estrecho pero está completamente abierto. Altura: 1,5-1,7 mm, anchura: 1,4-1,7 mm. El opérculo es paucispiral, con un núcleo de color pálido anaranjado. El animal está completamente despigmentado, excepto los ojos. El intestino tiene el típico lazo en forma de Z detrás del estómago, seguido de un segundo lazo en forma de U, cuyas dos ramas se ponen en contacto. El órgano copulador masculino es un pene "mandrel-like", de base ancha y con un apéndice con forma de gota. En cuanto a la genitalia femenina, no existe una bursa copulatriz, como es habitual en el género *Neohoratia*. Los sáculos de los dos receptáculos son pequeños pero poseen unos pedúnculos bastante largos. El pedúnculo del primer receptáculo es mayor que el del segundo " (traducción del original en inglés).

Pseudohauffenia azarum se menciona como la primera especie que aparece en el noroeste peninsular (Boeters y Rolán, 1988: 197-198). De entre todas las especies de hidróbidos se ha destacado su similitud con *Islamia globulus lagari* pero ambas se diferencian por "la distancia geográfica que las separa y por la forma de pepino del apéndice peneal de *N. (G.) lagari*" (actualmente *I. globulus lagari*) (Boeters y Rolán, 1998). Sin embargo, la identificación de esta especie con el género *Neohoratia* (actualmente *Islamia*) se debe fundamentalmente a la incorrecta interpretación de la genitalia femenina. Así, en la descripción original (Boeters y Rolán, 1988) se describe un RS2 pedunculado, con un pedúnculo menor que el del RS1. Tal y como se ha mencionado anteriormente, el RS1 no es tal sino una bursa y el largo pedúnculo que se describe es realmente el conducto de la misma. La confusión entre ambas estructuras es debido al diminuto tamaño de la bursa y sólo puede ser claramente identificada mediante el estudio de secciones histológicas, que ha permitido distinguir espermatozoides "desorientados" en el lumen de la misma, característicos de la bursa copulatriz.

La variabilidad en el genital femenino reside, fundamentalmente, en la longitud del conducto de la bursa —muy grande en las hembras de la población de Borondes y mucho menor en las de Cabo Peñas— y en el tamaño del RS2. En relación al pene, se trata de la única especie valvatoide de la Península que presenta un lóbulo grande en la base. En la descripción original tan sólo se menciona la base ancha del pene.

Pseudohauffenia azarum presenta una serie de características propias que la distinguen con claridad del resto de los hidróbidos descritos en el presente estudio: la

forma de la concha, la ausencia de un ganglio pleural izquierdo, la existencia de un ganglio subesofágico hiperdesarrollado, la presencia de una diminuta bursa copulatrix y un RS2, la completa despigmentación corporal (carácter compartido con *Islamia pallida*), la disposición de un nódulo nugal en la cabeza de las hembras (similar al de *I. aitanica* e *I. henrici*) y la existencia de un lóbulo peneal muy desarrollado en la base del pene. El nódulo nugal presente en la cabeza de las hembras es pequeño y nunca llega a convertirse en un pseudopene, tal y como sucede en *Fissuria fezi* y, en menor medida, en *I. pallida*. La total despigmentación del cuerpo del animal hace muy difícil la visualización de determinados órganos internos, como el osfradio.

PSEUDOKERKIA n. gen.

ESPECIE TIPO: *Pseudokerkia morenoi* n. sp.

ETIMOLOGÍA. Denominado *Pseudokerkia* por su gran similitud con el género *Kerkia*. Los rasgos distintivos de este nuevo género son los que se exponen a continuación.

DIAGNOSIS. Las conchas son de tipo valvatiforme, con 3-3,5 vueltas de espira aproximadamente y una protoconcha con la microescultura suavemente punteada. El ombligo es muy amplio. Los labios interno y externo de la abertura son finos. Ésta es, por lo general, redondeada y aunque suele ser frontal, en ocasiones puede estar inclinada hacia el ombligo. De perfil, la abertura es recta y no presenta ninguna sinuosidad. El opérculo es ovalado o redondeado, córneo, paucispiral y tiene un núcleo que, por lo común, está situado en el centro. La rádula es taenioglosa y su diente central tiene una única cúspide basal a cada lado. El esófago, por detrás del conectivo cerebroideo, forma un lazo muy pronunciado que oculta los ganglios de la parte izquierda. Los ganglios pleural derecho y supraesofágico están unidos por un conectivo mediano o largo; por el contrario, el conectivo que une los ganglios pleural izquierdo y subesofágico es muy corto o prácticamente inexistente. El ctenidio está bien desarrollado y el osfradio se sitúa en posición centro-posterior al mismo. El recto en la cavidad paleal adopta una marcada forma de U. El saco del estilo sobresale anteriormente al lazo que forma el intestino. La genitalia anterior femenina está compuesta por una bursa copulatrix bien desarrollada, un receptáculo seminal situado en posición 1 y un segundo receptáculo situado en el interior de la zona posterior engrosada del oviducto renal. El pene es delgado, apuntado y tiene un pequeño lóbulo situado en la zona media del mismo. La zona distal de este órgano está pigmentada de color negro.

INTRODUCCIÓN. *Pseudokerkia* es un género que incluye dos especies, *P. morenoi* y *P. aurorii*. Su área de distribución comprende las provincias de Cáceres, Salamanca, Toledo, Cádiz, Sevilla, Huelva, Málaga y Almería (Fig. 65). Tras realizar la necesaria comparación de este nuevo género con los ya descritos en Europa, llama la atención la gran similitud morfológica que presenta con el género *Kerkia*, descrito en Eslovenia. Este género, que ha sido incluido en la familia Orientalinidae, subfamilia Belgrandiellinae por Radoman (1983) y en la familia Hydrobiidae, subfamilia Hydrobiinae por Bernasconi (1992), posee una gran cantidad de caracteres compartidos con *Pseudokerkia* como son la forma aplanada de las conchas, el ombligo muy abierto, la microescultura de la teleoconcha y la protoconcha, la ausencia de ciego gástrico, la existencia de un largo conectivo supraesofágico, la presencia de una bursa bien desa-

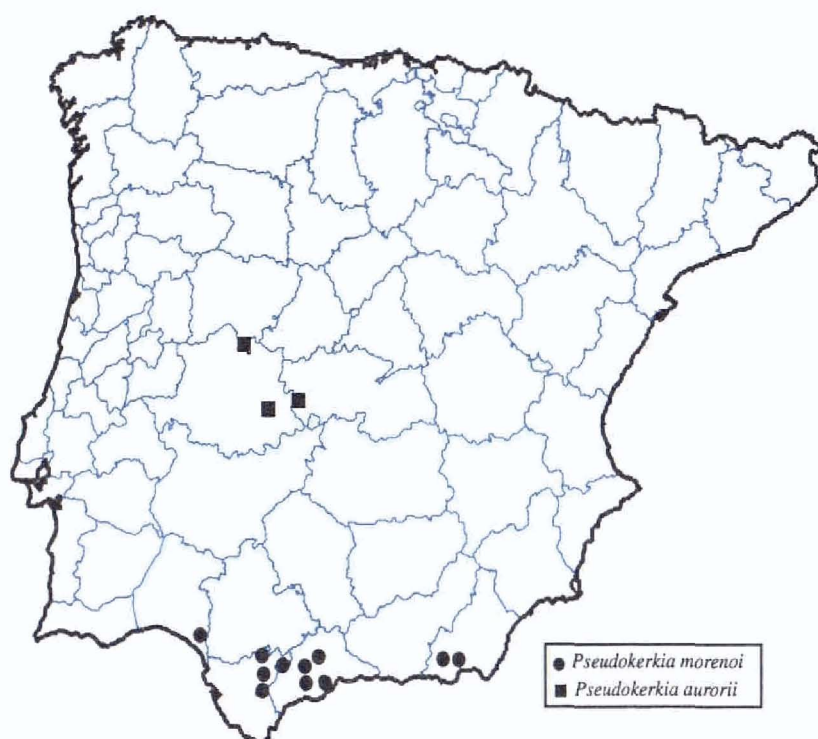


Fig. 65. Distribución geográfica del género *Pseudorkeria* en la península Ibérica.

rollada y un RS1 y la existencia de un pene apuntado con un lóbulo en posición media. Las diferencias entre ambos géneros se basan fundamentalmente en determinadas características conculógicas, la pigmentación corporal, el número de cúspides basales del diente central, el RS2 interno y la forma del ovario. Así, en *Kerkia*, las conchas son más pequeñas, de tipo planispiral, con un ombligo bastante más ancho y un menor número de vueltas de espira. Existe una total despigmentación corporal, también en el pene, y una ausencia de manchas oculares (Bodon y Cianfanelli, 1996). El diente central de la rádula presenta dos cúspides basales a cada lado y, además, el ovario es lobulado.

Pseudorkeria presenta también bastantes similitudes con el género *Arganiella*. Las diferencias residen en el tamaño del ombligo, en la posición del núcleo del opérculo, en el número de cúspides basales y en la presencia o ausencia de lóbulo peneal. De hecho, la especie ibérica con quien presenta mayor semejanza es *Arganiella tartessica*. Debido a la gran distancia geográfica que separa a *Kerkia* y *Pseudorkeria* —no existe ninguna cita en otros países del área mediterránea— y el alto grado de convergencia morfológica presente en estos diminutos moluscos se utilizará de forma preliminar un nuevo nombre, *Pseudorkeria*, hasta que el estudio de las relaciones filogenéticas y biogeográficas de los hidrobidos europeos del área circunmediterránea delimite con más claridad el estatus sistemático de los táxones que integran esta familia.

Pseudokerkia morenoi n. sp.

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo. Holotipo de *P. morenoi* (Fig. 66A). *Kerkia brezicensis*: paratipo MZUF 4865/851, de la colección del profesor S. Cianfanelli.

Otras localidades. Hasta ahora esta especie se conoce en las provincias de Cádiz, Sevilla, Málaga y Almería (Fig. 65). La población de Zufre (Huelva) se incluye tentativamente ya que sólo se ha podido estudiar un ejemplar.

Prado del Rey, Cádiz (localidad tipo) (UTM: 30STF8160) (16/4/1998) (E. R.; B. A.); Benamahoma, Cádiz (UTM: TF87) (18/10/98) (E.R.); Fuente de Los Palominos, Zahara, Cádiz (UTM: TF87) (18/10/98) (E.R.); Fuente de las Mimbreras, Zufre, Huelva (17/10/98) (UTM: QB39) (E.R.); Fuente El Cañajoso, cortijo El Cañajoso, Coripe, Sevilla (UTM: 30STF848928) (24/4/1992, 16/4/1998) (D.M.; B.A.); Casarabonela, carretera de Ronda a Alora, Málaga (UTM: 30SUF3572) (E.R.); Fuente Matiaña, El Chorro, Málaga (UTM: 30SUF4386) (B.A.); Fuente La Quemona, a 1 km de Setenil, Málaga (UTM: 30SUF0581) (15/4/1998) (E.R.; B.A.); Fuente El Valentín, Alozaina, Málaga (UTM: 30SUF3366) (14/4/1998) (B.A.); Nacimiento y balsa de Bércul, Félix, Sierra de Gádor, Almería (UTM: 30SWF298813) (26/3/1998) (E.R.; B.A.); El Marchal de Antón López, Almería, (UTM: 30SWF3383) (11/10/1992; 26/3/1998) (E. R., D. M.; E. R.; B. A.).

LOCALIDAD TIPO. Manantial-fuente situado en la carretera de Ubrique a Villamartín, a la salida de Prado del Rey, Cádiz, UTM: 30STF8160.

ETIMOLOGÍA. Dedicado al Dr. Diego Moreno, por su contribución a la recolección y al estudio de los hidróbidos ibéricos y por los valiosos consejos que de él he recibido durante la realización de esta tesis doctoral.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 91). La concha es de tipo troquiforme deprimida o valvatiforme (Figs. 66A-C, E) aunque también se observan conchas de morfología planispiral en las poblaciones de Félix (Fig. 66G) y Casarabonela. La abertura es, generalmente, redondeada y puede estar orientada frontalmente o, por el contrario, inclinarse un poco hacia el ombligo. El número de vueltas de espira es ligeramente inferior a 3,5 (Figs. 66J-K) y la última vuelta está muy desarrollada, llegando a medir más de 6/7 de la longitud total de la concha. La protoconcha comprende 1,5 vueltas de espira, su anchura total mide alrededor de 316 μm y su núcleo 142 μm , aproximadamente (Figs. 66L-N). Su microescultura es de tipo punteado (Figs. 66Ñ-P). El ombligo es muy ancho —tiene un diámetro aproximado de 0,41 mm— y está completamente expuesto ya que el labio interno no lo recubre (Figs. 66H-I). En la población de Cádiz es común encontrar, tanto en

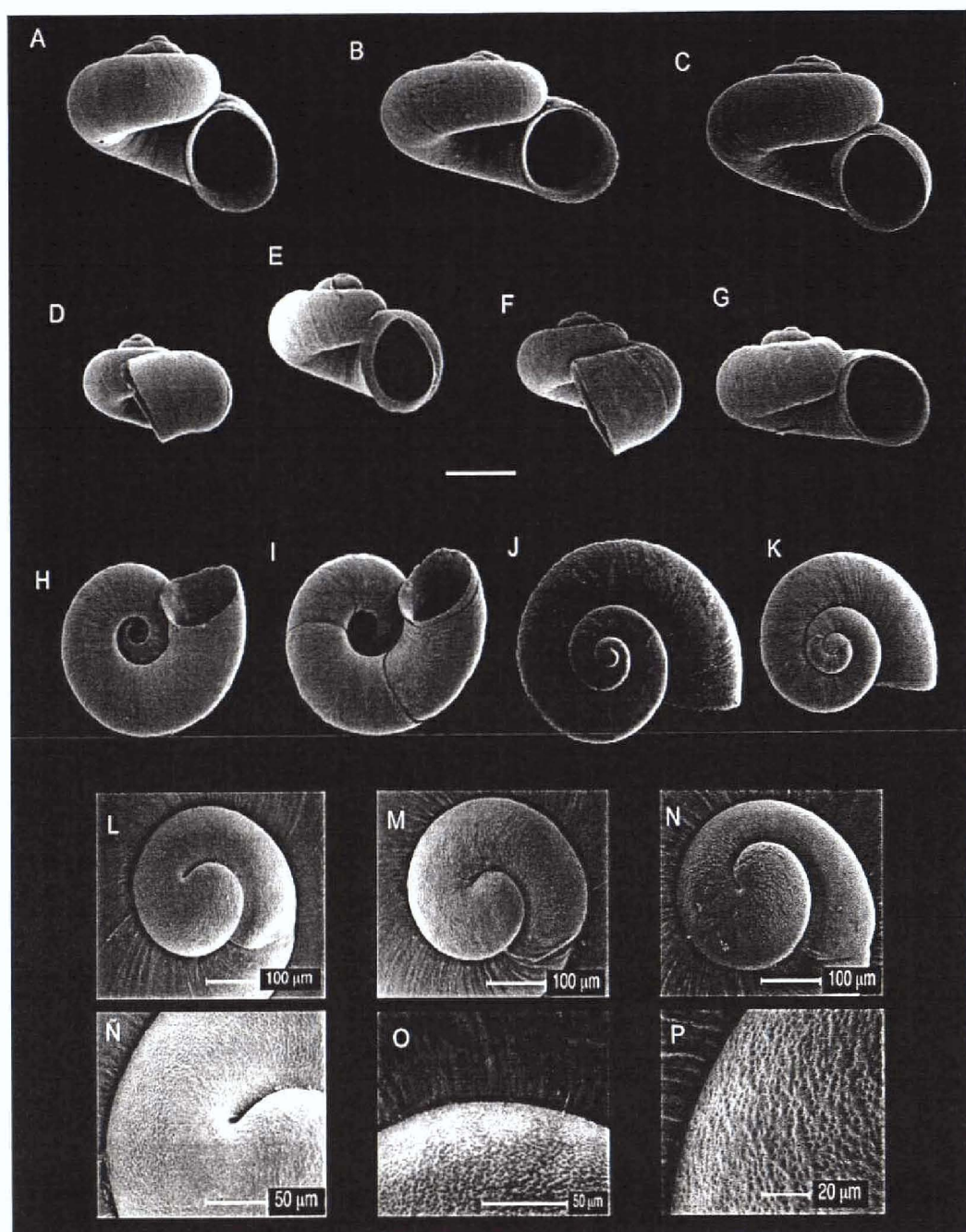


Fig. 66. Conchas de *Pseudokerkia morenoi*. A, B, D, I, L, Ñ. Conchas procedentes de Prado del Rey, Cádiz. C, F, G, H, M, O. Conchas procedentes de Félix, Almería. E, J, K, N, P. Conchas procedentes de El Marchal de Antón López, Almería. A. Holotipo. A, B, C, E y G. Conchas de frente. D, F. Conchas de perfil. H, I. Ombligo. J, K. Vista apical de la concha. L-Ñ. Protoconcha y microescultura. O, P. Detalle de la microescultura de la protoconcha y la teleoconcha. Escala figuras A-K: 500 µm.

machos como en hembras, una cápsula ovígera “encajada” en el interior del ombligo que contiene un embrión en diferentes estadios de desarrollo. Los labios de la abertura son finos. En visión lateral, su borde es recto y no presenta ningún tipo de sinuosidad (Figs. 66D, F).

Las conchas de la localidad tipo son muy transparentes y permiten observar el epitelio externo del manto y la forma del recto.

Tabla 91. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Prado del Rey, Cádiz (localidad tipo); 2- Félix, Sierra de Gádor, Almería.

	1	2
	Media \pm S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 11)	Media \pm S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 15)
SL	0,95 \pm 0,06; 0,06 (1,06-0,82)	0,78 \pm 0,09; 0,12 (1,08-0,68)
SW	1,53 \pm 0,09; 0,06 (1,68-1,36)	1,25 \pm 0,11; 0,09 (1,60-1,11)
SL/SW	0,62 \pm 0,02; 0,04 (0,67-0,57)	0,62 \pm 0,05; 0,08 (0,77-0,54)
AH	0,73 \pm 0,04; 0,06 (0,82-0,66)	0,60 \pm 0,04; 0,07 (0,73-0,53)
LBW	0,84 \pm 0,06; 0,07 (0,96-0,74)	0,69 \pm 0,08; 0,12 (0,95-0,61)
WBW	0,98 \pm 0,08; 0,08 (1,16-0,88)	0,80 \pm 0,07; 0,09 (1,05-0,71)
AmL	0,64 \pm 0,04; 0,06 (0,70-0,56)	0,52 \pm 0,03; 0,05 (0,60-0,48)
AmW	0,64 \pm 0,04; 0,06 (0,70-0,58)	0,53 \pm 0,03; 0,06 (0,61-0,48)
WPW	0,35 \pm 0,12; 0,33 (0,50-0,12)	0,30 \pm 0,07; 0,23 (0,53-0,21)
WAW	0,16 \pm 0,03; 0,21 (0,22-0,12)	0,12 \pm 0,04; 0,34 (0,23-0,06)
NSW	3,42 \pm 0,12; 0,03 (3,50-3,25)	3,00 \pm 0,00; 0,00 (3,00-3,00)

Opérculo (Tabla 92). El opérculo es redondeado, amarillento, frágil y su núcleo se sitúa en posición central (Figs. 67A-G). La impresión del núcleo de la cara interna es redondeada.

Cabeza-pie. La cabeza está muy poco pigmentada y en los tentáculos hay una tenue banda de puntos de color negro que parte de la base de los ojos y que puede llegar hasta la mitad del mismo (Fig. 68F). En el morro no se observa ningún signo de pigmentación y se transparenta el bulbo bucal. En ocasiones se han observado, en las localidades de Félix y Setenil, ejemplares con la cabeza completamente despigmentada, en la cual se distinguen únicamente los ojos.

Sistema nervioso. El esófago, posterior al conectivo cerebral, forma un giro completo que impide visualizar los ganglios del lado izquierdo (Fig. 68A). Los ganglios cerebrales tienen tamaños similares entre sí y los pleurales son redondeados y también presentan un tamaño similar (Fig. 68B). El ganglio pleural derecho se une al ganglio supraesofágico, que es más corto y delgado, por un

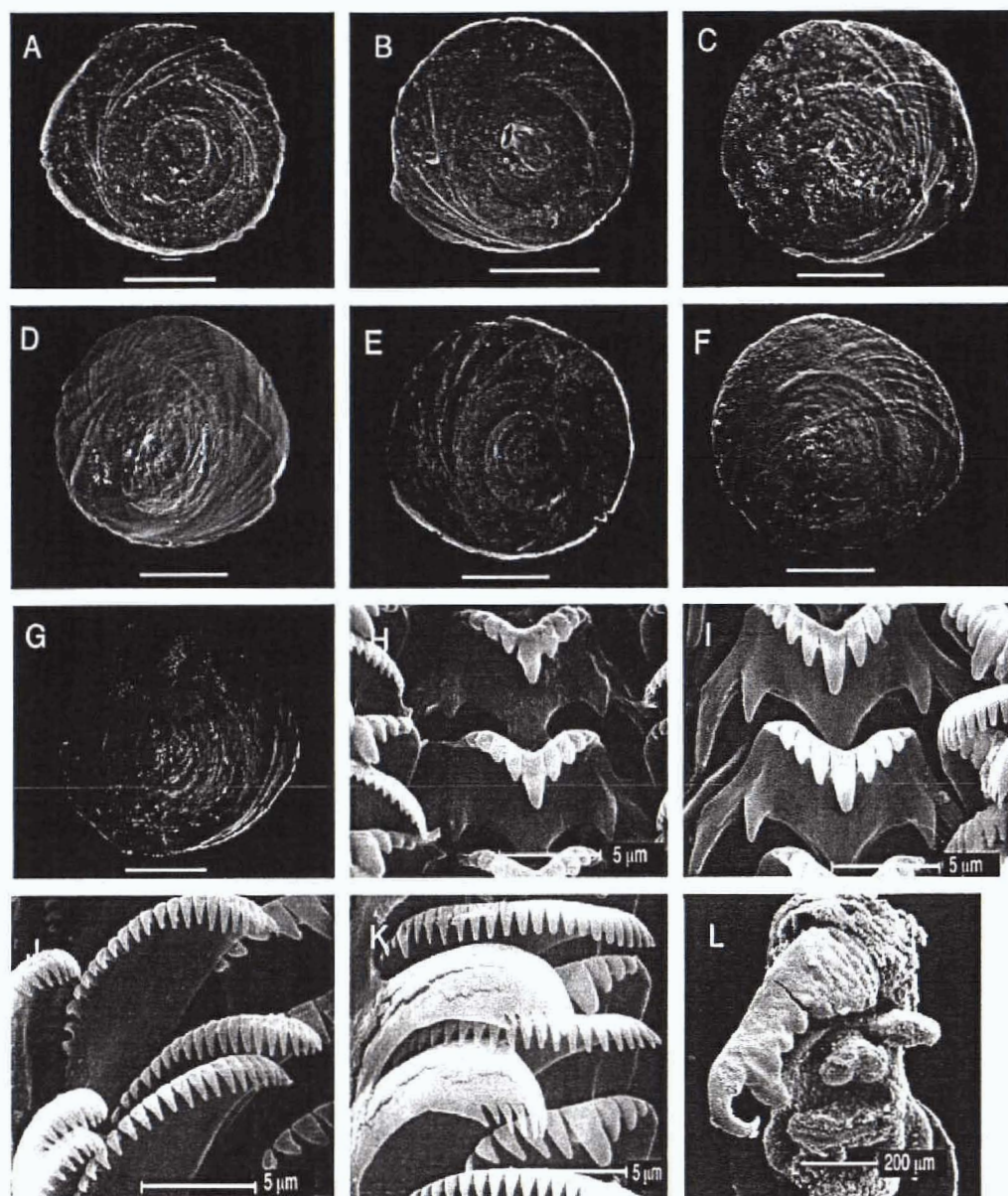


Fig. 67. Opérculos, rádulas y pene de *Pseudokerkia morenoi*. A, C, H, J. Opérculos de la localidad de Félix, Almería. B, D. Opérculos de la localidad de El Marchal de Antón López, Almería. E, F, G, I, K. Opérculos y rádulas procedentes de la localidad de Prado del Rey, Cádiz. A, B, y E. Cara externa del opérculo. C, D, F, G. Cara interna del opérculo. L. Cabeza de macho y pene de un ejemplar procedente de la Fuente Matiaña, El Chorro (Málaga). Escala de las figuras A-G: 200 μ m.

conectivo de tamaño mediano. Sin embargo, el conectivo que une los ganglios del lado izquierdo es muy corto. Al contrario de lo que es habitual, el ganglio subesofágico es mayor que el supraesofágico. Las medidas de estas estructuras son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,19 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,06 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo 0,06 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,06 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,04 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,06 mm; longitud del conectivo subesofágico: 0,01 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,36.

Tabla 92. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de: 1- Prado del Rey, Cádiz (localidad tipo); 2- Félix, Sierra de Gádor, Almería; 3- El Marchal de Antón López, Almería.

	1	2	3
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín)
OL	0,59 ± 0,03; 0,05 (0,64-0,56) (n= 6)	0,47 ± 0,03; 0,07 (0,54-0,40) (n= 12)	0,44 ± 0,03; 0,06 (0,52-0,42) (n= 9)
OW	0,51 ± 0,03; 0,07 (0,56-0,46) (n= 6)	0,41 ± 0,03; 0,07 (0,48-0,37) (n= 12)	0,40 ± 0,03; 0,08 (0,46-0,36) (n= 9)
OLWL	0,16 ± 0,03; 0,19 (0,21-0,14) (n= 4)	0,15 ± 0,02; 0,16 (0,21-0,13) (n= 9)	0,13 ± 0,01; 0,12 (0,16-0,12) (n= 5)
OLWW	0,15 ± 0,03; 0,18 (0,18-0,12) (n= 4)	0,13 ± 0,02; 0,18 (0,19-0,11) (n= 9)	0,11 ± 0,01; 0,07 (0,12-0,10) (n= 5)
NL	0,32 ± 0,01; 0,04 (0,33-0,31) (n= 4)	0,23 ± 0,03; 0,12 (0,26-0,19) (n= 9)	0,22 ± 0,02; 0,11 (0,26-0,20) (n= 5)
NW	0,36 ± 0,01; 0,03 (0,37-0,35) (n= 4)	0,25 ± 0,02; 0,10 (0,30-0,22) (n= 9)	0,25 ± 0,02; 0,10 (0,29-0,23) (n= 5)
OL/OW	1,15 ± 0,05; 0,04 (1,21-1,09) (n= 6)	1,15 ± 0,05; 0,04 (1,24-1,05) (n= 12)	1,14 ± 0,04; 0,04 (1,21-1,08) (n= 9)

Pigmentación externa del manto. Externamente, el manto tiene un débil color pardo-amarillento, salvo en la región visceral, que está intensamente pigmentado de color negro. Sin embargo, se observa de forma ocasional en la localidad tipo individuos con el manto de un color negro intenso y uniforme. También existen ejemplares completamente despigmentados en la población de Félix.

Cavidad paleal (Tabla 93). El ctenidio tiene entre 6 y 12 lamelas (Fig. 68C). Cuando el ctenidio está bien desarrollado, ocupa aproximadamente 3/4 de la longitud de la cavidad paleal. En un ejemplar de la localidad tipo no se pudo distinguir ningún

Tabla 93. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Prado del Rey, Cádiz (localidad tipo); 2- Félix, Sierra de Gádor, Almería; 3- El Marchal de Antón López, Almería; 4- Casarabonela, Málaga; 5- Setenil, Málaga.

	Total	1	2	3	4	5
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 16)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 6)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 4)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Os L	0,21 ± 0,03; 0,14 (0,27-0,17)	0,21 ± 0,04; 0,19 (0,27-0,17)	0,21 ± 0,02; 0,09 (0,24-0,19)	0,25 ± 0,06; 0,24 (0,32-0,21)	0,22 ± 0,05; 0,22 (0,25-0,18)	0,19
OsW	0,10 ± 0,02; 0,21 (0,13-0,06)	0,10 ± 0,02; 0,24 (0,13-0,07)	0,09 ± 0,02; 0,25 (0,13-0,06)	0,11 ± 0,03; 0,25 (0,14-0,09)	0,08 ± 0,01; 0,08 (0,09-0,08)	0,10

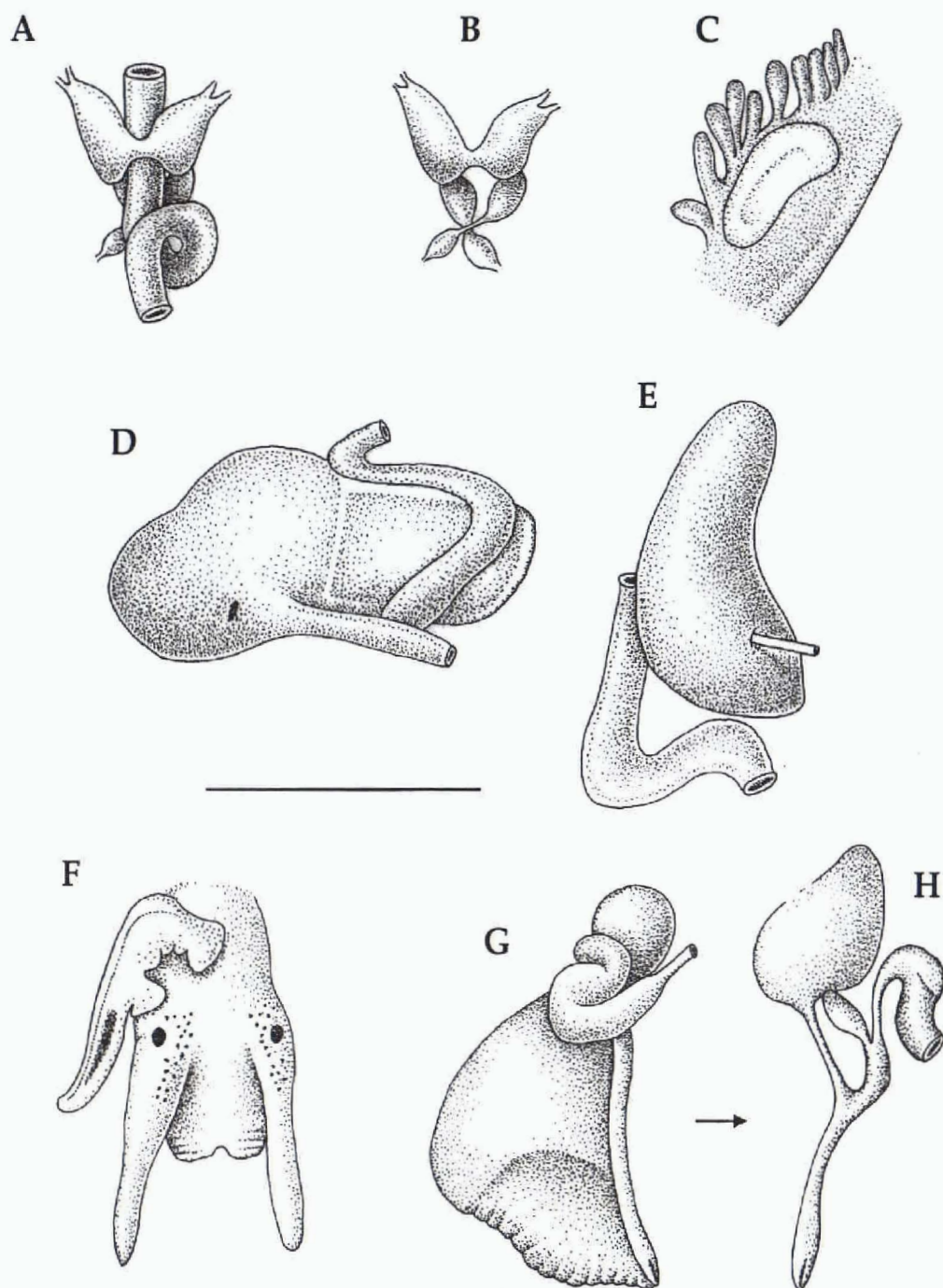


Fig. 68. Anatomía de *Pseudokerkia morenoi*. A, B. Sistema nervioso parcial. C. Ctenidio y osfradio. D. Sistema digestivo anterior. E. Próstata y pliegue del recto en la cavidad paleal. F. Cabeza de macho y pene. G. Sistema genital anterior femenino completo y (H) detalle de la bursa y receptáculo seminal tras eliminar el oviducto paleal. Escala: 500 μ m.

esbozo de ctenidio. El osfradio es de grosor intermedio —2-3 veces más largo que ancho— y está situado en posición centro-posterior respecto al ctenidio.

Sistema digestivo (Tabla 94). Generalmente, el saco del estilo sobresale del lazo que forma el intestino en esta zona (Fig. 68D) aunque, excepcionalmente, puede también quedar por detrás del mismo. La cámara posterior del estómago es más pequeña que la

anterior. El recto en la cavidad paleal forma un lazo muy pronunciado en U ligeramente orientado hacia la región anterior (Fig. 68E). En ocasiones, este lazo se cierra completamente y deja una pequeña luz. El ano termina a corta distancia del borde del manto.

Tabla 94. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de: 1- Prado del Rey, Cádiz (localidad tipo); 2- Félix, Sierra de Gádor, Almería; 3- Setenil, Málaga; 4- Casarabonela, Málaga.

	Total	1	2	3	4
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 4)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 3)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 2)	Media (n= 1)
Ss L	0,29 ± 0,07; 0,24 (0,42-0,20) (n= 10)	0,34 ± 0,09; 0,25 (0,42-0,26)	0,25 ± 0,04; 0,18 (0,29-0,20)	0,28 ± 0,02; 0,05 (0,29-0,27)	0,26
Ss W	0,22 ± 0,03; 0,16 (0,26-0,15) (n= 10)	0,22 ± 0,03; 0,15 (0,26-0,19)	0,20 ± 0,05; 0,24 (0,24-0,15)	0,24 ± 0,02; 0,09 (0,26-0,22)	0,22
St L	0,39 ± 0,06; 0,15 (0,46-0,27) (n= 10)	0,41 ± 0,05; 0,12 (0,46-0,36)	0,37 ± 0,09; 0,25 (0,43-0,27)	0,37 ± 0,01; 0,02 (0,37-0,36)	0,39
St W	0,35 ± 0,06; 0,17 (0,45-0,26) (n= 10)	0,36 ± 0,04; 0,10 (0,40-0,32)	0,32 ± 0,08; 0,24 (0,40-0,26)	0,35 ± 0,04; 0,11 (0,37-0,32)	0,45

La rádula (Tabla 95) es larga (0,4%) y su diente central posee sendas cúspides basales a cada lado (Figs. 67H-I). Estas cúspides basales son largas y rectas o bien apuntan ligeramente hacia los márgenes laterales de este diente. La distancia entre ambas es de 8,3 μm aproximadamente. La lengua basal tiene forma de V. En este diente hay cuatro dentículos a ambos lados del central. El margen superior del diente central es ligeramente cóncavo aunque en algunos dientes la concavidad de este margen es más acusada. Respecto al diente lateral, y tal como sucede en las especies anteriormente mencionadas, presenta la cara con forma rectangular y entre tres y seis dentículos a cada lado del central (Fig. 67K). Los dentículos de los dientes marginales internos y externos son, prácticamente, de la misma longitud (Fig. 67J).

Tabla 95. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo

Fórmula diente central	4+C+4/1-1
W diente central	~ 7 μm
Fórmula diente lateral izdo.	4-6-C-3
Fórmula diente marginal interno	≥ 23 cúspides
Fórmula diente marginal externo	≥ 8 cúspides
L. de la rádula	~396 μm
W. de la rádula	~ 64 μm
Nº de filas	~ 60

Tabla 96. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Prado del Rey, Cádiz (localidad tipo); 2- Félix, Sierra de Gádor, Almería; 3- El Marchal de Antón López, Almería; 4- Setenil, Málaga; 5- Fuente Matiaña, El Chorro, Málaga; 6- Casarabonela, Málaga; 7- Alozaina, Málaga.

	Total		1		2		3		4		5		6		7	
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)		Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)		Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)		Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)		Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)		Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)		Media (n= 1)		Media (n= 1)	
Pr L	0,56 \pm 0,18; 0,32 (0,84-0,34) (n= 6)		0,67 \pm 0,16; 0,23 (0,84-0,54) (n= 3)		0,48 \pm 0,10; 0,20 (0,55-0,41) (n= 2)		0,34									
Pr W	0,21 \pm 0,05; 0,22 (0,27-0,16) (n= 6)		0,25 \pm 0,02; 0,06 (0,27-0,24) (n= 3)		0,18 \pm 0,02; 0,08 (0,19-0,17) (n= 2)		0,16									
P L	0,58 \pm 0,19; 0,33 (1,03-0,28) (n= 23)		0,55 \pm 0,15; 0,28 (0,86-0,34) (n= 9)		0,39 \pm 0,08; 0,20 (0,45-0,28) (n= 4)		0,80 \pm 0,11; 0,13 (0,86-0,68) (n= 3)		0,46 \pm 0,07; 0,14 (0,51-0,41) (n= 2)		0,80 \pm 0,22; 0,28 (1,03-0,59) (n= 3)		0,52		0,61	
P W	0,12 \pm 0,04; 0,33 (0,21-0,06) (n= 23)		0,10 \pm 0,03; 0,28 (0,16-0,06) (n= 9)		0,09 \pm 0,03; 0,30 (0,13-0,06) (n= 4)		0,16 \pm 0,02; 0,13 (0,18-0,14) (n= 3)		0,12 \pm 0,01; 0,06 (0,12-0,11) (n= 2)		0,17 \pm 0,04; 0,23 (0,21-0,13) (n= 3)		0,13		0,10	
L.p. L	0,10 \pm 0,05; 0,51 (0,22-0,04) (n= 22)		0,09 \pm 0,03; 0,32 (0,13-0,04) (n= 9)		0,05 \pm 0,02; 0,28 (0,07-0,04) (n= 4)		0,15 \pm 0,04; 0,24 (0,17-0,11) (n= 3)		0,07 \pm 0,01; 0,11 (0,07-0,06) (n= 2)		0,20 \pm 0,03; 0,14 (0,22-0,17) (n= 3)		0,10			
L.p. W	0,09 \pm 0,05; 0,58 (0,24-0,05) (n= 22)		0,06 \pm 0,01; 0,21 (0,08-0,05) (n= 8)		0,07 \pm 0,01; 0,19 (0,09-0,05) (n= 4)		0,20 \pm 0,04; 0,22 (0,24-0,16) (n= 3)		0,05 \pm 0,00; 0,00 (0,05-0,05) (n= 2)		0,13 \pm 0,05; 0,40 (0,18-0,07) (n= 3)		0,09		0,09	
Longitud cabeza	0,59 \pm 0,11; 0,19 (0,80-0,41) (n= 20)		0,54 \pm 0,11; 0,20 (0,66-0,41) (n= 8)		0,48 \pm 0,03; 0,06 (0,51-0,45) (n= 4)		0,73 \pm 0,06; 0,08 (0,80-0,69) (n= 3)		0,67 \pm 0,00; 0,00 (0,67-0,67) (n= 2)		0,59 (n= 1)		0,66		0,67	
P L/L cabeza	0,95 \pm 0,20; 0,21 (1,32-0,56) (n= 20)		0,99 \pm 0,15; 0,15 (1,32-0,84) (n= 8)		0,82 \pm 0,18; 0,22 (0,95-0,56) (n= 4)		1,10 \pm 0,13; 0,12 (1,25-0,98) (n= 3)		0,68 \pm 0,10; 0,14 (0,75-0,61) (n= 2)		1,32 (n= 1)		0,78		0,92	

Sistema genital masculino (Tabla 96). La próstata es grande, alargada y su mitad anterior está incluida en la cavidad paleal (Fig. 68E). La vesícula seminal solapa, como es habitual en este grupo, a la cámara posterior del estómago. El pene es pequeño, estrecho y presenta un lóbulo en posición media (Figs. 67L, 68F). El área desde el lóbulo peneal hasta la punta del pene es de color negro salvo en los individuos de la población de Félix, que es de color anaranjado claro o pardo. También se presentan gránulos de color blanco en esta zona que solo se pueden observar en los ejemplares vivos, ya que se pierden tras la fijación. El extremo distal del pene es apuntado y su conducto discurre recto junto al borde externo. La base del pene no está significativamente engrosada.

Sistema genital femenino (Tabla 97). El oviducto renal en posición natural adopta un giro de 360° en forma de S (Fig. 68G). En posición natural, este lazo se sitúa sobre el RS1 ocultándolo completamente. El ovario ocupa aproximadamente un 75% de la masa visceral.

La genitalia anterior de esta especie está constituida por una bursa copulatrix, un receptáculo seminal en posición 1 y un segundo receptáculo apenas perceptible y situado en el interior de la región ensanchada del oviducto renal (Fig. 68H). El RS1 es elongado, está apoyado sobre la bursa copulatrix y es frecuente que posea un color amarillo refringente debido a la acumulación de esperma en su interior. Por el contrario, el RS2 se distingue difícilmente formando un pliegue con el color característico del esperma, en una zona engrosada del oviducto renal. Este receptáculo interno no ha sido observado en ningún otro género de este grupo.

Prácticamente toda la bursa copulatrix sobresale posteriormente al oviducto paleal (Fig. 68G). Ésta es voluminosa, tiene forma ovalada y su conducto es mediano —mide aproximadamente la mitad de la longitud total de la bursa— y está unido a ésta en posición anteroventral.

Algo más de la mitad del oviducto paleal queda comprendida en el interior de la cavidad paleal. El tamaño relativo de la glándula del albumen y de la cápsula glandular varía entre las poblaciones analizadas. Así, mientras que en los ejemplares de la localidad tipo (Cádiz), la glándula del albumen es de mayor tamaño (Fig. 68G), en los de otras poblaciones la relación es inversa.

HÁBITAT. Esta especie se encontró en el barro que cubre los rizomas de la vegetación acuática en la localidad tipo. En la Balsa de Berchul (Félix), esta especie se localizó entre el barro y raíces de unos juncos que nacen próximos al manantial del que se alimenta; la tierra, aunque no estaba inundada, permanecía continuamente mojada debido a la pérdida de agua desde la balsa.

Tabla 97. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Prado del Rey, Cádiz (localidad tipo); 2- Félix, Sierra de Gádor, Almería; 3- El Marchal de Antón López, Almería; 4- Setenil, Málaga; 5- Fuente Matiaña, El Chorro, Málaga; 6- Casarabonela, Málaga.

	Total		1		2		3		4		5		6	
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	Media (n= 1)	
Op L	0,54 ± 0,09; 0,16 (0,75-0,43) (n= 11)	0,62 ± 0,13; 0,20 (0,75-0,51) (n= 3)	0,54 ± 0,01; 0,01 (0,54-0,53) (n= 2)	0,53 ± 0,08; 0,14 (0,59-0,48) (n= 2)	0,45 ± 0,04; 0,08 (0,48-0,43) (n= 2)	0,55 (n= 1)	0,50 (n= 1)							
Op W	0,30 ± 0,05; 0,16 (0,38-0,21) (n= 11)	0,35 ± 0,03; 0,08 (0,38-0,32) (n= 3)	0,22 ± 0,02; 0,07 (0,23-0,21) (n= 2)	0,29 ± 0,02; 0,08 (0,31-0,28) (n= 2)	0,30 ± 0,02; 0,07 (0,32-0,29) (n= 2)	0,33	0,30							
G.a. L	0,28 ± 0,10; 0,36 (0,46-0,16) (n= 10)	0,39 ± 0,10; 0,27 (0,46-0,27) (n= 3)	0,26 ± 0,05; 0,20 (0,30-0,22) (n= 2)	0,21 ± 0,00; 0,00 (0,21-0,21) (n= 2)	0,16 (n= 1)	0,21	0,28							
C.g. L	0,28 ± 0,06; 0,23 (0,37-0,16) (n= 10)	0,23 ± 0,07; 0,29 (0,29-0,16) (n= 3)	0,28 ± 0,05; 0,17 (0,31-0,24) (n= 2)	0,32 ± 0,08; 0,24 (0,37-0,27) (n= 2)	0,32 (n= 1)	0,34	0,23							
RS1 L	0,14 ± 0,03; 0,22 (0,19-0,10) (n= 11)	0,18 ± 0,02; 0,09 (0,19-0,16) (n= 3)	0,14 ± 0,03; 0,22 (0,16-0,12) (n= 2)	0,12 ± 0,00; 0,00 (0,12-0,12) (n= 2)	0,14 ± 0,05; 0,33 (0,17-0,11) (n= 2)	0,16	0,10							
BC L	0,26 ± 0,05; 0,21 (0,35-0,18) (n= 11)	0,32 ± 0,04; 0,14 (0,35-0,27) (n= 3)	0,23 ± 0,05; 0,23 (0,27-0,19) (n= 2)	0,24 ± 0,08; 0,35 (0,30-0,18) (n= 2)	0,22 ± 0,00; 0,00 (0,22-0,22) (n= 2)	0,26	0,26							
BC W	0,20 ± 0,06; 0,31 (0,32-0,12) (n= 11)	0,22 ± 0,07; 0,30 (0,29-0,16) (n= 3)	0,14 ± 0,03; 0,22 (0,16-0,12) (n= 2)	0,19 ± 0,03; 0,16 (0,21-0,17) (n= 2)	0,19 ± 0,05; 0,24 (0,22-0,16) (n= 2)	0,32	0,15							
dBC L	0,18 ± 0,06; 0,34 (0,34-0,11) (n= 11)	0,18 ± 0,02; 0,09 (0,19-0,16) (n= 3)	0,14 ± 0,01; 0,05 (0,15-0,14) (n= 2)	0,15 ± 0,02; 0,15 (0,17-0,14) (n= 2)	0,25 ± 0,13; 0,51 (0,34-0,16) (n= 2)	0,18	0,10							

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium* sp., *Lymnaea truncatula*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Mercuria* sp., *Pseudamnicola* sp. e *Islamia schuelei*.

VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA. Esta especie se distribuye en un área muy extensa y las poblaciones que han sido localizadas están geográficamente muy fragmentadas. Esta amplia franja geográfica acentúa las pequeñas diferencias intraespecíficas. Así, si comparamos las dos poblaciones que se encuentran en los límites de su área de distribución, se aprecian diferencias en los tamaños relativos de un gran número de caracteres como el pene, la próstata y las glándulas paleales. Sin embargo, la morfología general de todas las poblaciones se mantiene constante.

OBSERVACIONES. En un caso se ha observado en la localidad tipo, un macho con dos penes de forma, coloración y tamaño similares a los del resto de los machos. Este macho poseía una cabeza muy despigmentada. Ambos penes comparten el mismo punto de origen, situado en la mitad derecha de la cabeza, por detrás del tentáculo cefálico. Su forma y tamaño, la posición del lóbulo peneal y la pigmentación de ambos penes es similar a la que presentan los penes del resto de los machos de esta especie.

Pseudokerkia aurorii n. sp.

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo Holotipo (Figs. 69F, H, J-K).

Otras localidades. Esta especie se distribuye en las provincias de Cáceres, Salamanca y Toledo (Fig. 65).

Fuente entre Hervás y Jerte, Cáceres (localidad tipo) (UTM: 30TTK551596) (10/6/1989) (E. R.); Regato en Roturas, Cáceres (UTM: 30STJ8482) (30/3/1991) (E. R.); Regato en la Sierra Altamira, en la carretera de Puerto Rey, a 3 km del cruce con la carretera de Guadalupe a La Nava de Ricomalillo, Toledo (UTM: 30SUJ29) (29/3/1991) (E. R.); Béjar, Salamanca (UTM: 30TTK6573) (10/6/1989) (E. R.).

LOCALIDAD TIPO. Fuente entre Hervás y Jerte, Cáceres, UTM: 30TTK551596.

ETIMOLOGIA. Dedicado a mi madre, Aurora López, por su constante cariño y apoyo.

DIAGNOSIS

Concha (Tabla 98). En esta especie encontramos escasa variación en la forma de las conchas a nivel intrapoblacional. Éstas son de tipo valvatiforme o troquiforme-deprimida (Figs. 69A-C). Algunas conchas son más achatadas debido a que tienen las primeras vueltas más planas (Fig. 69A). La relación entre la longitud y la anchura de la concha sólo sobrepasa los 0,75 mm en los ejemplares de la localidad tipo. El número medio de vueltas de espira es aproximadamente de 3,5 (Figs. 69E-F). La protoconcha tiene una longitud de 1,25 vueltas de espira, una anchura total de 304 μm y la de su núcleo de 126 μm , aproximadamente (Figs. 69H-I). Su microescultura es diferente a la del resto de las especies de este grupo ya que tiene una forma "almohadillada" (Figs. 69J-K). Por otro lado y, de manera excepcional, se han encontrado ejemplares con la protoconcha muy erosionada en la región próxima a la sutura (Fig. 69I). El ombligo es ancho, profundo y de un tamaño intermedio entre especies como *Islamia schuelei* y *Boetersiella sturmi* (Fig. 69G). El diámetro mayor del ombligo ronda los 280 μm . La abertura tiene generalmente forma ovalada y apuntada en la zona superior. El labio externo es fino y de perfil recto (Fig. 69D), el interno tiende a replegarse en dirección al ombligo (Figs. 69A, C).

En origen, las conchas suelen ser muy oscuras, como resultado de la formación de una gruesa capa de bacterias y restos inorgánicos sobre el periostraco. Esto hace que determinados detalles, como el número de vueltas de espira, no se puedan medir si la concha no se limpia previamente. En la población de la Sierra de Altami-

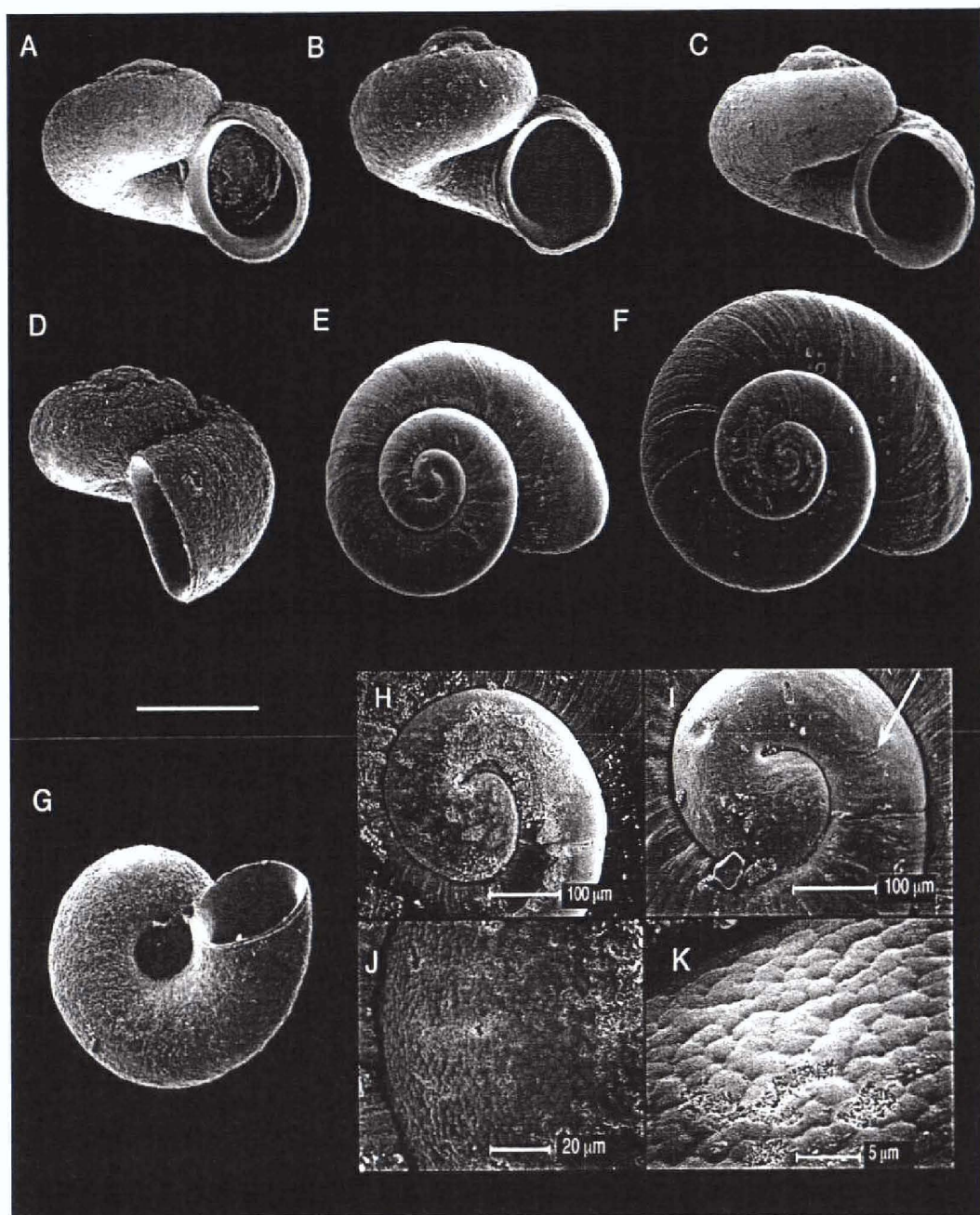


Fig. 69. Conchas de *Pseudokerkia aurorii*. **A-D, G.** Conchas procedentes de la Sierra de Altamira, Cáceres. Las conchas han sido fotografiadas en su estado original y no han sido sometidas a ningún tratamiento previo al MEB. **E, I.** Conchas procedentes de Roturas, Cáceres. **F, H, J, K.** Holotipo. **A-C.** Conchas de frente. **D.** Concha de perfil. **E, F.** Conchas en visión apical. **G.** Ombligo. **H-K.** Protoconcha y detalle de la microescultura. Escala de las figuras A-G: 500 µm.

ra las conchas presentan una tonalidad muy rojiza, probablemente por el depósito de elementos metálicos. Sin embargo, en Béjar y Hervás-Jerte (localidad tipo) las conchas están muy "limpias" y transparentes.

Opérculo (Tabla 99). El opérculo es delgado, ovalado, córneo, paucispiral y de color amarillento (Figs. 70A-B). La impresión muscular en la cara interna es también ovalada (Fig. 70A). Aunque el núcleo del opérculo es submarginal, en ocasiones, se sitúa en posición central.

Tabla 98. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente entre Hervás y Jerte, Cáceres (localidad tipo); 2- Roturas, Cáceres; 3- Sierra de Altamira, Cáceres; 4- Béjar, Salamanca.

	1	2	3	4
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 14)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 25)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín) (n= 15)	Media ± S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 26)
SL	0,86 ± 0,09; 0,11 (1,07-0,74)	1,05 ± 0,06; 0,05 (1,15-0,94)	1,02 ± 0,07; 0,07 (1,21-0,90)	1,10 ± 0,08; 0,07 (1,34-0,94)
SW	1,06 ± 0,04; 0,04 (1,11-1,00)	1,55 ± 0,09; 0,06 (1,78-1,40)	1,51 ± 0,07; 0,04 (1,64-1,43)	1,55 ± 0,06; 0,04 (1,70-1,47)
SL/SW	0,81 ± 0,09; 0,11 (1,03-0,68)	0,67 ± 0,05; 0,07 (0,81-0,59)	0,68 ± 0,05; 0,07 (0,75-0,60)	0,71 ± 0,06; 0,08 (0,89-0,60)
AH	0,57 ± 0,03; 0,05 (0,60-0,51)	0,77 ± 0,04; 0,05 (0,85-0,70)	0,74 ± 0,04; 0,05 (0,83-0,67)	0,80 ± 0,03; 0,03 (0,85-0,75)
LBW	0,73 ± 0,09; 0,12 (0,94-0,60)	0,93 ± 0,05; 0,05 (1,03-0,84)	0,88 ± 0,07; 0,08 (1,05-0,75)	0,93 ± 0,09; 0,09 (1,18-0,77)
WBW	0,75 ± 0,04; 0,05 (0,83-0,71)	0,97 ± 0,05; 0,05 (1,08-0,88)	0,98 ± 0,06; 0,07 (1,10-0,91)	1,01 ± 0,06; 0,06 (1,18-0,90)
AmL	0,54 ± 0,04; 0,07 (0,61-0,50)	0,67 ± 0,05; 0,07 (0,78-0,57)	0,65 ± 0,05; 0,08 (0,74-0,53)	0,75 ± 0,03; 0,04 (0,81-0,68)
AmW	0,47 ± 0,03; 0,06 (0,51-0,43)	0,65 ± 0,02; 0,04 (0,71-0,60)	0,65 ± 0,04; 0,06 (0,71-0,57)	0,71 ± 0,04; 0,06 (0,81-0,64)
WPW	0,37 ± 0,02; 0,06 (0,40-0,33)	0,44 ± 0,04; 0,09 (0,50-0,35)	0,47 ± 0,02; 0,05 (0,51-0,43)	0,49 ± 0,04; 0,07 (0,57-0,43)
WAW	0,15 ± 0,02; 0,12 (0,17-0,11)	0,17 ± 0,02; 0,15 (0,24-0,14)	0,19 ± 0,04; 0,19 (0,27-0,14)	0,19 ± 0,02; 0,12 (0,23-0,14)
NSW	3,51 ± 0,07; 0,02 (3,75-3,40)	3,38 ± 0,12; 0,03 (3,50-3,25)	3,41 ± 0,12; 0,03 (3,50-3,25)	3,47 ± 0,08; 0,02 (3,50-3,25)

Cabeza-pie. En general, la cabeza es blanquecina, con alguna tenue mancha detrás de los ojos (Fig. 71F). En los ejemplares de las poblaciones de Béjar y Sierra de Altamira, la pigmentación de la cabeza es más notoria, de forma que los tentáculos presentan una “mancha” negra que alcanza aproximadamente hasta la mitad de los mismos y que se continúa con forma de V hasta la región posterior de los ojos.

Tabla 99. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx.	Mín.
OL (n= 5)	0,62	0,06	0,10	0,72	0,54
OW (n= 5)	0,49	0,03	0,07	0,53	0,45
OLWL (n= 3)	0,27	0,05	0,18	0,32	0,22
OLWW (n= 3)	0,18	0,01	0,07	0,18	0,16
NL (n= 3)	0,25	0,03	0,11	0,28	0,23
NW (n= 2)	0,30	0,03	0,08	0,32	0,29
OL/OW (n= 5)	1,27	0,05	0,04	1,34	1,20

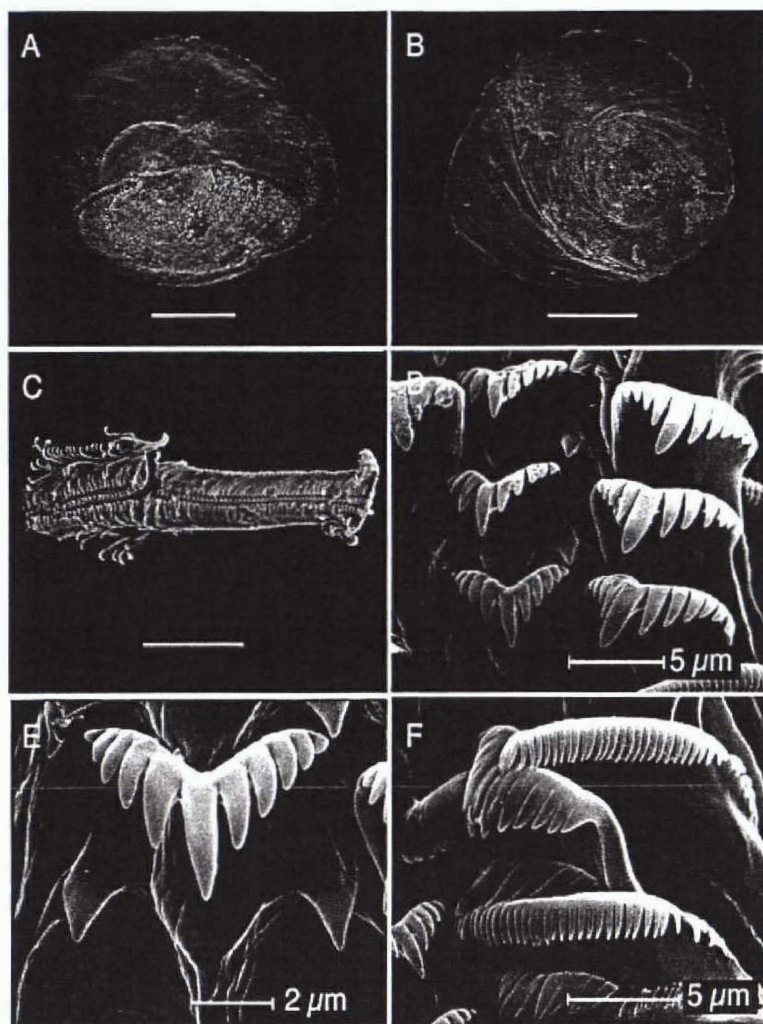


Fig. 70. Opérculos y rádulas de *Pseudokerkia aurorii*. Todas las fotografías corresponden a ejemplares de la localidad tipo (Hervás-Jerte, Cáceres). A. Cara interna del opérculo. B. Cara externa del opérculo. C. Rádula completa. D. Dientes centrales y laterales. E. Detalle del diente central. F. Dientes laterales y marginales internos. Escala de las figuras A y B: 200 µm; figura C: 100 µm.

Sistema nervioso. El tamaño de los ganglios cerebrales izquierdo y derecho es similar. El esófago forma un lazo levógiro muy pronunciado y posterior al conectivo cerebroideo, de forma que los ganglios y el conectivo del lado izquierdo quedan ocultos (Fig. 71A). El ganglio pleural izquierdo es más ancho que el derecho (Fig. 71B). El conectivo subesofágico es indistinguible de forma que el ganglio pleural izquierdo está prácticamente fusionado con el ganglio subesofágico. Por el contrario, el conectivo que une el ganglio pleural derecho con el supraesofágico es muy largo. Éste último es ligeramente más grande que el ganglio subesofágico. No hemos observado ninguna pigmentación en esta zona del sistema nervioso. Las medidas de estas estructuras son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,16 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,14 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,14 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,07 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,11 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,14 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es de 0,35.

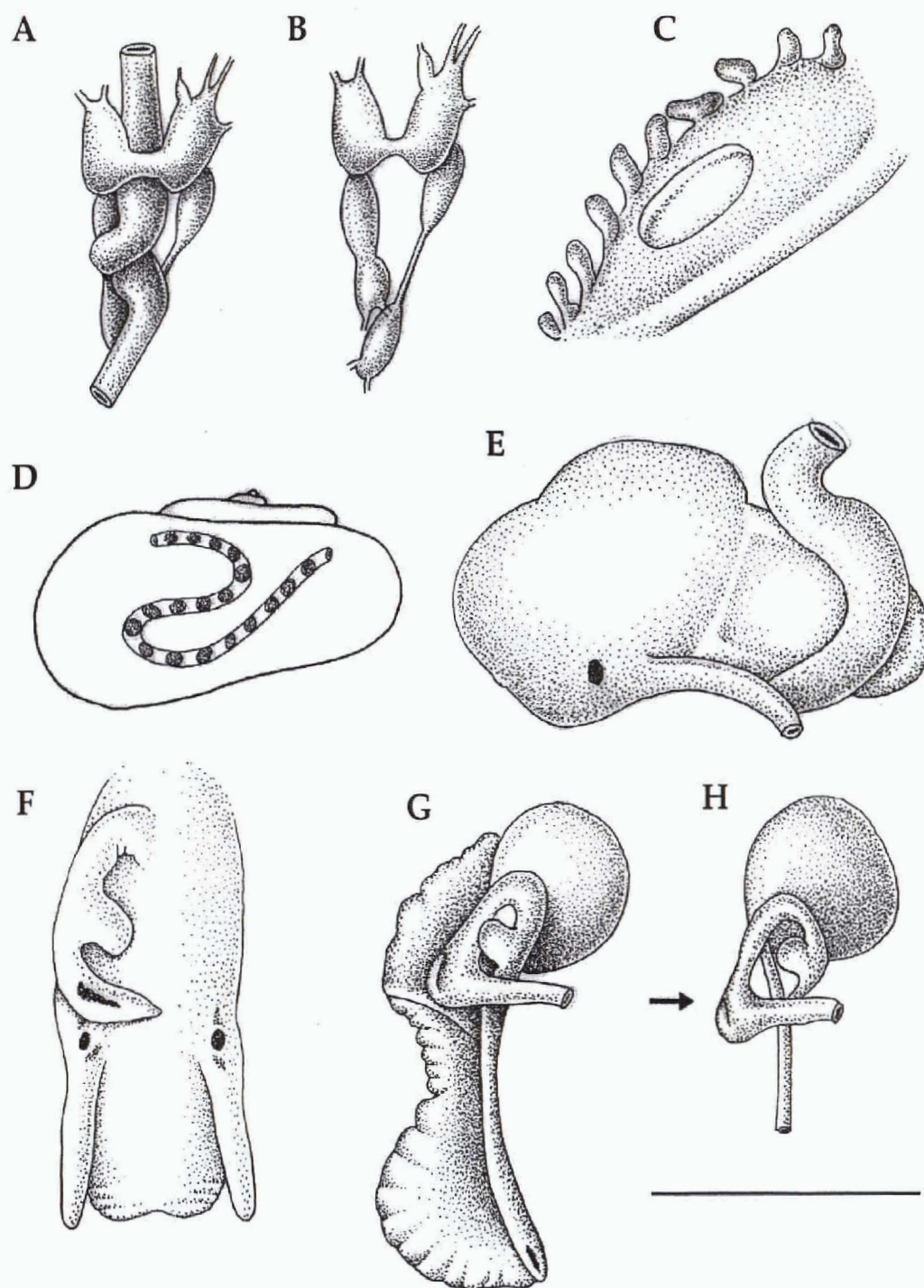


Fig. 71. Anatomía de *Pseudokerkia aurorii*. A, B. Sistema nervioso parcial. C. Ctenidio y osfradio. D. Pliegue del recto en la cavidad paleal. E. Sistema digestivo anterior. F. Cabeza de macho y pene. G. Sistema genital anterior femenino completo y (H) detalle de la bursa y receptáculos seminales tras eliminar el oviducto paleal. Escala: 500 μ m (excepto figura D).

Pigmentación externa del manto. El manto está, por lo general, débilmente pigmentado, de forma que pueden observarse por transparencia el recto y las heces (Fig. 71D). Sin embargo, este rasgo presenta cierta variabilidad, de manera que los ejemplares procedentes de las poblaciones de Béjar y Sierra de Altamira tienen el manto más oscuro y los de Roturas están prácticamente despigmentados.

Cavidad paleal (Tabla 100). El ctenidio, que también se observa por transparencia, está bien desarrollado (Fig. 71C). Tiene un número variable de lamelas —entre 11 y 13— con una longitud media de 0,07 mm y ocupa aproximadamente 2/3 de la longitud de la cavidad paleal. El osfradio, que es muy alargado y estrecho, se sitúa en posición central en relación con el ctenidio.

Tabla 100. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente entre Hervás y Jerte, Cáceres (localidad tipo); 2- Béjar, Salamanca; 3- Roturas, Cáceres.

	Total	1	2	3
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 7)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 5)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Os L	0,22 \pm 0,04; 0,18 (0,26-0,16)	0,22 \pm 0,05; 0,22 (0,26-0,16)	0,24	0,21
Os W	0,08 \pm 0,02; 0,20 (0,11-0,06)	0,08 \pm 0,01; 0,16 (0,09-0,06)	0,11	0,06

Sistema digestivo (Tabla 101). El recto forma una curva en S muy pronunciada (Fig. 71D) que, en algunos casos, está muy cerrada. El saco del estilo sobresale notoriamente del lazo que forma el intestino (Fig. 71E), y es más estrecho y largo que en otras especies. Las cámaras anterior y posterior del estómago tienen un tamaño similar entre sí, pero en algunas ocasiones, la posterior es algo más pequeña. La relación entre la longitud del saco del estilo y la del estómago es inferior a 3/4. Por lo general, el ano finaliza en la cavidad paleal algo retirado del borde del manto.

La rádula (Tabla 102) es larga (0,5%) (Fig. 70C), su diente central es trapezoidal y posee una cúspide basal a cada lado (Figs. 70D-E). La distancia entre ambas es de 6,5 y 7,5 μ m, aproximadamente. Pueden existir cuatro o cinco dentículos adyacentes

Tabla 101. Dimensiones (mm) del sistema digestivo. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente entre Hervás y Jerte, Cáceres (localidad tipo); 2- Roturas, Cáceres.

	Total	1	2
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 4)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín) (n= 3)	Media (n= 1)
Ss L	0,36 \pm 0,08; 0,21 (0,40-0,24)	0,40 \pm 0,01; 0,01 (0,40-0,39)	0,24
Ss W	0,27 \pm 0,06; 0,22 (0,35-0,21)	0,28 \pm 0,07; 0,25 (0,35-0,21)	0,24
St L	0,53 \pm 0,06; 0,12 (0,58-0,46)	0,55 \pm 0,05; 0,09 (0,58-0,49)	0,45
St W	0,44 \pm 0,05; 0,11 (0,48-0,37)	0,46 \pm 0,02; 0,04 (0,48-0,45)	0,37

Tabla 102. Fórmula y dimensiones de la rádula de los ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	(4)-5+C+4-(5)/1-1
W diente central	~ 5,3 μm
Fórmula diente lateral izdo.	6-C-4
Fórmula diente marginal interno	≥ 34 cúspides
Fórmula diente marginal externo	≥ 16 cúspides
L. de la rádula	0.45 mm
W. de la rádula	~ 0,08 μm
Nº de filas	~ 75

a cada lado del dentículo central de este diente y su lengua basal tiene una marcada forma de V. Su margen superior está notoriamente excavado (Fig. 70E). Como sucede con las otras especies de este grupo, la cara del diente lateral es rectangular. El diente lateral presenta de cuatro a seis dentículos a ambos lados del central (Fig. 70F).

Sistema genital masculino (Tabla 103). Los primeros lóbulos de los testículos están situados por encima de la cámara posterior del estómago y alcanzan, en algunos casos, la cámara anterior. La próstata es pequeña y se apoya en la zona posterior del

Tabla 103. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente entre Hervás y Jerte, Cáceres (localidad tipo); 2- Béjar, Salamanca.

	Total	1	2
	Media ± S.D; C.V (Máx-Mín)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín)	Media (n= 1)
Pr L	0,37 (n= 1)	0,37 (n= 1)	
Pr W	0,17 (n= 1)	0,17 (n= 1)	
P L	0,60 ± 0,04; 0,05 (0,63-0,57) (n= 3)	0,60 ± 0,04; 0,07 (0,63-0,57) (n= 2)	0,59
P W	0,15 ± 0,01; 0,06 (0,16-0,14) (n= 3)	0,15 ± 0,01; 0,08 (0,16-0,14) (n= 2)	0,14
L.p. L	0,12 ± 0,00; 0,01 (0,12-0,12) (n= 3)	0,12 ± 0,00; 0,01 (0,12-0,12) (n= 2)	0,12
L.p. W	0,07 ± 0,02; 0,23 (0,08-0,05) (n= 3)	0,08 ± 0,00; 0,05 (0,08-0,08) (n= 2)	0,05
Longitud cabeza	0,82 ± 0,15; 0,18 (0,92-0,71) (n= 2)	0,92 (n= 1)	0,71
P L/L cabeza	0,75 ± 0,10; 0,13 (0,82-0,68) (n= 2)	0,68 (n= 1)	0,82

pliegue del recto. El pene es estrecho, afilado, más corto que la cabeza (Fig. 71F) y presenta un lóbulo alargado y estrecho en posición media. Este lóbulo no está pigmentado, pero la zona apical del pene —la que se sitúa por encima del lóbulo hasta la punta del pene— presenta una pigmentación muy oscura. El conducto peneal discurre recto por el lado convexo del pene y no presenta ondulaciones en su base.

Sistema genital femenino (Tabla 104). El oviducto renal en posición natural forma un giro de 360° (Fig. 71G).

La genitalia anterior está formada por una bursa copulatriz, un RS1 redondeado y no pedunculado y un RS2 interno, situado en el una zona ensanchada del oviducto renal. La bursa copulatriz sobresale posteriormente de la glándula del albumen, es redondeada u ovalada y está bien desarrollada (Fig. 71H). Su longitud total es aproximadamente 1,7 veces mayor que la de su conducto, que es de tamaño mediano. El oviducto paleal es muy estrecho y presenta un rasgo muy peculiar, un

Tabla 104. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de: 1- Fuente entre Hervás y Jerte, Cáceres (localidad tipo); 2- Béjar, Salamanca; 3- Sierra Altamira, Cáceres.

	Total	1	2	3
	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media ± S.D.; CV (Máx-Mín)	Media (n= 1)	Media (n= 1)
Op L	0,72 ± 0,05; 0,08 (0,80-0,62) (n= 7)	0,72 ± 0,07; 0,09 (0,80-0,62) (n= 5)	0,71	0,72
Op W	0,25 ± 0,04; 0,15 (0,31-0,21) (n= 7)	0,25 ± 0,04; 0,16 (0,31-0,21) (n= 5)	0,22	0,28
G.a. L	0,25 ± 0,04; 0,17 (0,31-0,19) (n= 7)	0,23 ± 0,03; 0,13 (0,27-0,19) (n= 5)	0,28	0,31
C.g. L	0,47 ± 0,07; 0,15 (0,61-0,39) (n= 7)	0,49 ± 0,08; 0,16 (0,61-0,39) (n= 5)	0,42	0,41
RS1 L	0,08 ± 0,03; 0,34 (0,12-0,05) (n= 6)	0,07 ± 0,02; 0,26 (0,10-0,05) (n= 4)	0,05	0,12
RS1 W	0,05 ± 0,02; 0,48 (0,09-0,03) (n= 6)	0,05 ± 0,03; 0,51 (0,09-0,03) (n= 4)	0,03	0,04
BC L	0,26 ± 0,06; 0,23 (0,35-0,21) (n= 7)	0,27 ± 0,07; 0,24 (0,35-0,21) (n= 5)	0,22	0,21
BC W	0,18 ± 0,07; 0,40 (0,31-0,11) (n= 7)	0,19 ± 0,08; 0,40 (0,31-0,11) (n= 5)	0,13	0,14
d BC L	0,18 ± 0,04; 0,21 (0,24-0,16) (n= 7)	0,18 ± 0,03; 0,19 (0,23-0,16) (n= 5)	0,16	0,24

estrangulamiento muy marcado de la zona media del oviducto paleal, aproximadamente en la región en la que contactan la glándula del albumen y la cápsula glandular (Fig. 71G). Este estrangulamiento está originado por el fuerte plegamiento del recto en la cavidad paleal que constriñe al oviducto paleal. La cápsula glandular mide más del doble que la glándula del albumen y es más grande que la de otras especies de este grupo.

HÁBITAT. Esta especie se localiza sobre piedras calizas, en paredes mojadas de zonas umbrías y adherida a las hojas que caen y quedan sumergidas en el fondo de las fuentes.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium* sp. y *Ancylus fluviatilis*.

VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA. Esta especie no presenta prácticamente variabilidad entre sus poblaciones. Hay que reseñar que, a pesar de que la mayoría de las variables conquiológicas son menores en la localidad tipo, tanto la medida del tamaño global (SL/SW) como el número de vueltas de espira es mayor.

OBSERVACIONES. Todas las hembras estudiadas de la población de Roturas presentan la cavidad paleal ocupada por una gran cantidad de parásitos trematodos que se encuentran en diferentes fases larvarias. Este hecho produce una reducción total o parcial de los conductos de la genitalia anterior (bursa y receptáculos) y probablemente esterilidad. La castración inducida por parásitos y el papel de hospedador intermediario de ciclos parasitarios ha sido ya descrita en otros grupos de moluscos gasterópodos (González-Moreno *et al.*, 1994). Estos parásitos se extienden también sobre el estómago y el resto del cuerpo del animal.

VARIABILIDAD MORFOLÓGICA Y MORFOMÉTRICA EN *PSEUDOKERKIA*

Las diferencias fundamentales entre *P. morenoi* y *P. aurorii* son las siguientes: la forma de la microescultura de la protoconcha, la morfología del pliegue intestinal, la longitud del conectivo supraesofágico, la dirección de giro del lazo esofágico en el sistema nervioso, el acusado estrechamiento del oviducto paleal en *P. aurorii* y la forma de la bursa copulatrix y del RS1. El análisis discriminante de las variables conquiológicas se ha realizado con las poblaciones que se muestran en las tablas 91 y 98. Como resultado de este estudio, se han obtenido cinco funciones lineares que presentan un alto grado de significación (λ de Wilk = 0,0049; $F(55,420) = 16,459$, $p < 0,000$). La primera función discriminante explica el 60% de la varianza y está determinada por las variables que definen la longitud de la concha (SL) y la longitud de la última vuelta de espira (LBW). En la segunda función, que explica el 17% de la varianza, las variables más importantes son, nuevamente, la longitud de la concha (SL) y la longitud de la abertura (AL). La tercera función, que explica el 8% de la varianza, está determinada principalmente por el número de vueltas de espira (NSW) y la longitud de la concha (SL) y, por último están la cuarta y quinta función, cuyas variables principales son la anchura de la última vuelta (WBW), la anchura de la abertura (AW), la longitud de la última vuelta (LBW) y la longitud de la concha (SL). Los ejemplares correctamente clasificados para cada población son:

Pseudokerkia morenoi: Gádor (100%); Cádiz, localidad tipo (72,7%).

Pseudokerkia aurorii: Roturas (76%); Altamira (80%); Béjar (88,4%); Hervás, localidad tipo (100%).

En la representación tridimensional del conjunto de las variables conquiológicas de las dos especies estudiadas se observan, en todas las funciones discriminantes obtenidas, dos grupos bien diferenciados. Por una parte, la población de *P. aurorii* de la localidad tipo asociada a la población de *P. morenoi* de la sierra de Gádor (Almería) y, por otra, un grupo que comprende el resto de las poblaciones, es decir, *P. morenoi* de la localidad tipo y el resto de las poblaciones de *P. aurorii*. El hecho de que la variable de mayor capacidad discriminante sea la longitud de la concha explica que los ejemplares de la localidad tipo de *P. aurorii* se agrupen con los de *P. morenoi* de Almería dado que ambas poblaciones presentan conchas más aplanadas que las de las demás poblaciones. La similitud morfométrica en la mayoría de las variables conquiológicas de ambas poblaciones responde a un fenómeno de convergencia adaptativa.

Las funciones de clasificación de este conjunto de poblaciones son las siguientes:

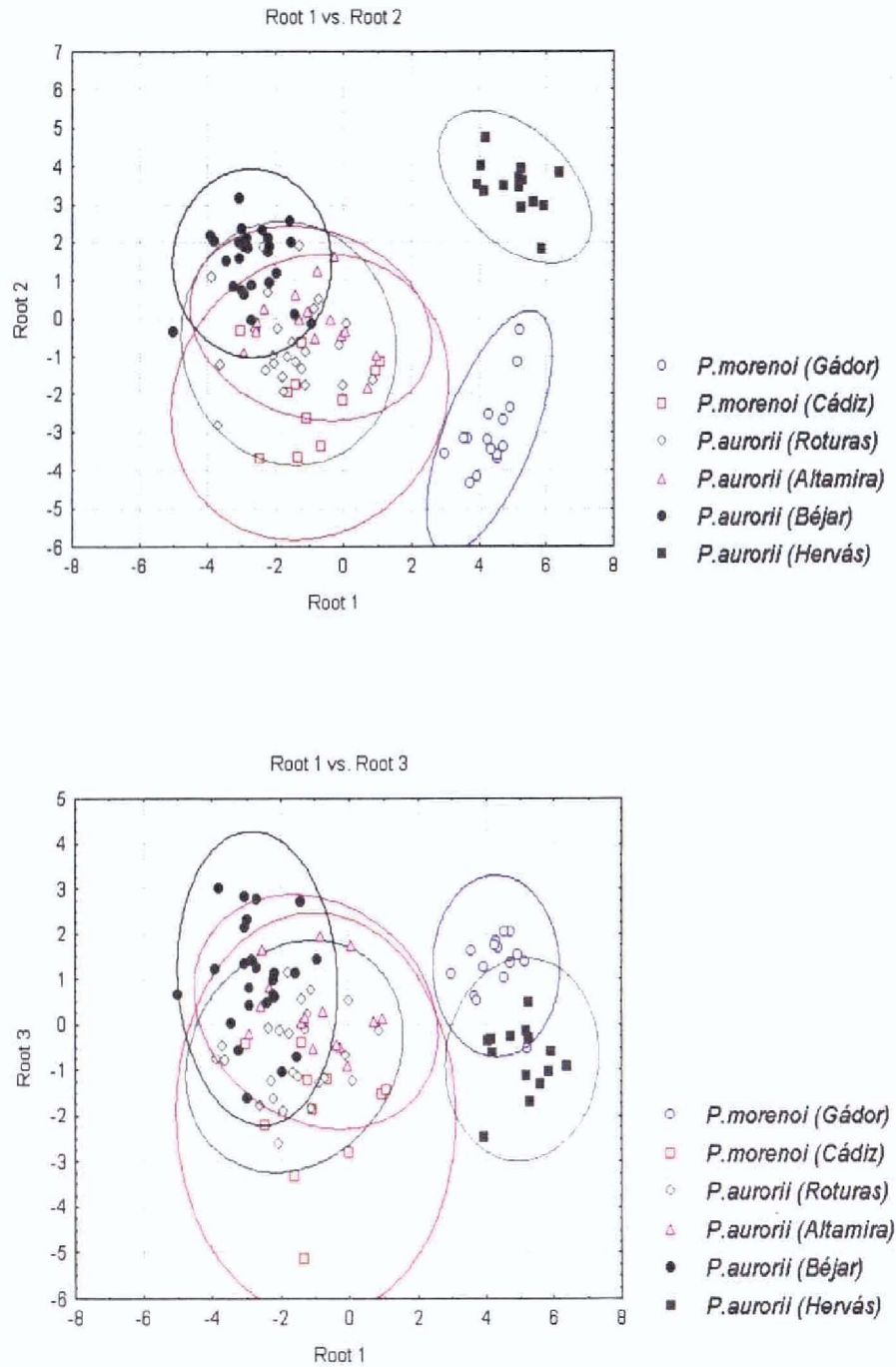


Fig. 72. Representación gráfica de las principales funciones resultantes del análisis discriminante de las especies de *Pseudokerkia* tras el estudio de sus variables conculológicas. El intervalo de confianza de las elipses es del 95%.

P. morenoi (Gádor): $-652,965 + (-486,102 \times \text{LBW}) + (398,265 \times \text{AH}) + (463,702 \times \text{SL}) + (-72,545 \times \text{WBW}) + (185,106 \times \text{SW}) + (-85,617 \times \text{AmL}) + (67,977 \times \text{AmW}) + (-150,976 \times \text{WPW}) + (-330899 \times \text{WAW}) + (321,235 \times \text{NSW})$.

P. morenoi (Cádiz): $-885,413 + (-614,197 \times \text{LBW}) + (464,241 \times \text{AH}) + (601,084 \times \text{SL}) + (-78,195 \times \text{WBW}) + (232,687 \times \text{SW}) + (-85,104 \times \text{AmL}) + (64,794 \times \text{AmW}) + (-184,593 \times \text{WPW}) + (-29,315 \times \text{WAW}) + (361,813 \times \text{NSW})$.

P. aurorii (Roturas): $-866,828 + (-604,194 \times \text{LBW}) + (475,271 \times \text{AH}) + (614,658 \times \text{SL}) + (-97,641 \times \text{WBW}) + (222,005 \times \text{SW}) + (-38,173 \times \text{AmL}) + (25,267 \times \text{AmW}) + (-142,492 \times \text{WPW}) + (-24,9 \times \text{WAW}) + (351,357 \times \text{NSW})$.

P. aurorii (Altamira): $-843,799 + (-614,786 \times \text{LBW}) + (444,863 \times \text{AH}) + (612,703 \times \text{SL}) + (-83,758 \times \text{WBW}) + (206,649 \times \text{SW}) + (-47,122 \times \text{AmL}) + (57,036 \times \text{AmW}) + (-131,535 \times \text{WPW}) + (-0,951 \times \text{WAW}) + (349,364 \times \text{NSW})$.

P. aurorii (Bejar): $-898,478 + (-634,088 \times \text{LBW}) + (473,955 \times \text{AH}) + (633,160 \times \text{SL}) + (-84,234 \times \text{WBW}) + (192,447 \times \text{SW}) + (13,56 \times \text{AmL}) + (51,316 \times \text{AmW}) + (-126,745 \times \text{WPW}) + (-30,512 \times \text{WAW}) + (353,092 \times \text{NSW})$.

P. aurorii (Hervás): $-764,472 + (-523,743 \times \text{LBW}) + (400,222 \times \text{AH}) + (527,171 \times \text{SL}) + (-91,872 \times \text{WBW}) + (146,991 \times \text{SW}) + (13,949 \times \text{AmL}) + (-62,328 \times \text{AmW}) + (-123,687 \times \text{WPW}) + (-15,334 \times \text{WAW}) + (365,056 \times \text{NSW})$.

TARRACONIA Ramos y Arconada, 2000

ESPECIE TIPO: *Tarraconia gasulli* (Boeters, 1981).

ETIMOLOGÍA. El nombre de *Tarraconia* deriva de *Hispania Tarraconensis*, antiguo asentamiento ibérico que en el siglo segundo después de Cristo, se convirtió en una de las tres provincias en que el Imperio Romano dividió a la Península Ibérica y que actualmente incluye a las provincias de Tarragona, Castellón y Valencia.

DIAGNOSIS. La concha es valvatiforme, prácticamente tan alta como ancha y tiene entre 3,5 y 4 vueltas de espira. Hay una variz muy característica situada por detrás del borde de la abertura. La teleoconcha posee una suave microescultura, con líneas de crecimiento poco marcadas. La microescultura de la protoconcha, sin embargo, es rugosa y ligeramente punteada. El ombligo es ancho y, frecuentemente, se observa una cápsula ovígera situada en el mismo (Fig. 74A). La abertura es redondeada. El opérculo es ovalado, córneo, paucispiral y tiene un núcleo situado cerca del centro. El diente central de la rádula tiene una única cúspide basal a cada lado. El esquema general del cuerpo se corresponde con el descrito en el apartado de la definición general de este conjunto de especies (Fig. 73). El conectivo supraesofágico es muy largo y el subesofágico no se distingue, de forma que los dos ganglios —el pleural izquierdo y el subesofágico— están fusionados (Fig. 74B). El esófago forma una ligera curva a la altura del conectivo cerebroideo. El ctenidio está bien desarrollado (Fig. 74C) y el recto adopta, en la cavidad paleal, una marcada forma de U (Fig. 74D). No existe un ciego gástrico. El saco del estilo sobresale por delante del lazo que forma el intestino (Fig. 74E). La bursa copulatrix es grande y piriforme. No existe ningún receptáculo seminal y el oviducto renal se encuentra hipertrofiado. El pene tiene un lóbulo en posición media.

INTRODUCCIÓN. *Tarraconia* es un género compuesto por dos especies, *Tarraconia gasulli* y *T. rolani*, cuya área de distribución se sitúa en el este de la Península, concretamente en las provincias de Castellón, Valencia y Tarragona (Fig. 75). Este área coincide con la de otras dos especies que componen este grupo de hidróbidos, *Chondrobasis levantina* e *Islamia aitanica*.

Tarraconia gasulli, fue descrita por Boeters en un artículo de Gasull (1981) en el cual se revisaba la fauna malacológica terrestre y de agua dulce de la provincia de Castellón de la Plana. Dado que sólo se encontraron conchas vacías, la descripción de esta especie se basó únicamente en caracteres conquiológicos. Históricamente, esta especie ha sido relacionada con los géneros *Hauffenia* y *Neohoratia*. *Hauffenia*, presenta una amplia distribución europea, concretamente se localiza en la península

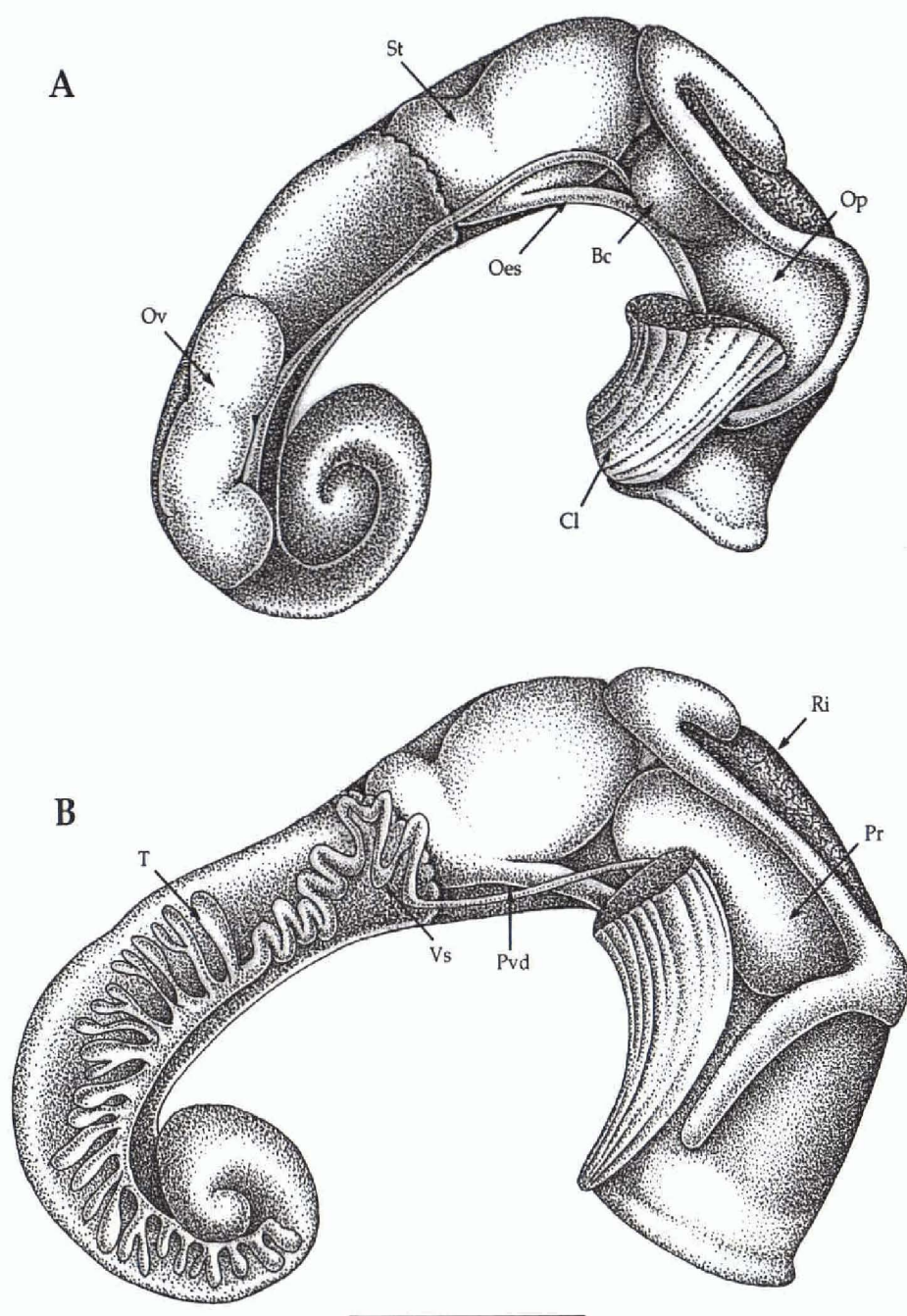


Fig. 73. Anatomía general del cuerpo de la hembra (A) y del macho (B) de *Tarraconia*. Abreviaturas en el capítulo IV. Escala: 500 μ m.

Balcánica, Italia, Francia, Austria, Suiza y Eslovenia (Bole, 1967, 1970; Boeters, 1973; Bernasconi, 1984; Haase, 1992, 1993a; Bodon y Giovanelli, 1994). *Hauffenia* fue descrito como subgénero de *Horatia* (Pollonera, 1898) y posteriormente elevado a categoría genérica por Bole (1970) tras el estudio anatómico de la especie tipo, *Hauffenia tellini*. Por otra parte, *Neohoratia*, el segundo género con el que *T. gasulli* ha sido relacionada, fue inicialmente descrito como un subgénero de *Horatia*, posteriormente atribuida por Boeters (1974) al género *Hauffenia* y, finalmente, elevada a la categoría genérica por Bole y Velkovrh (1986). *Neohoratia* se sitúa en las penínsulas Balcánica e

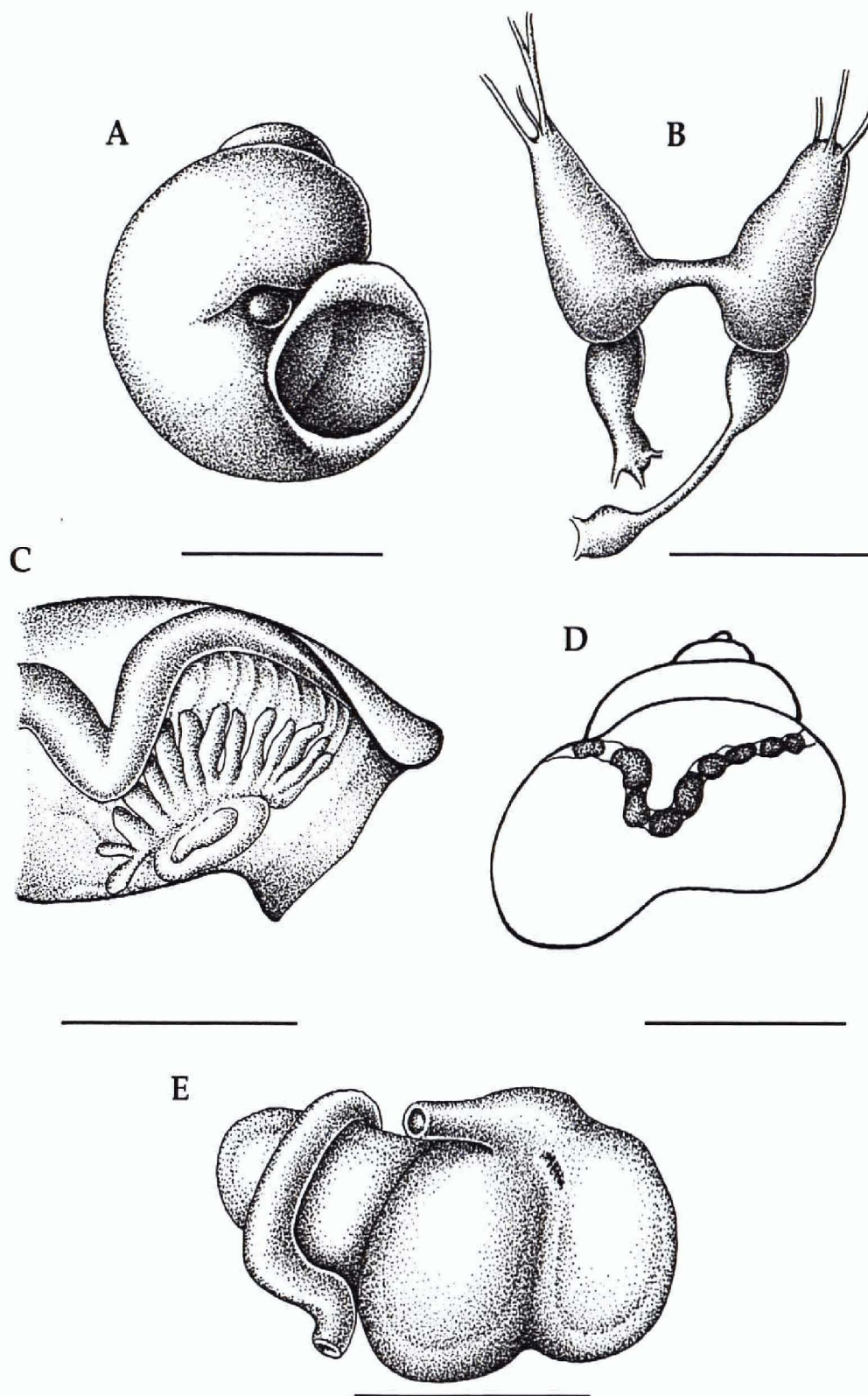


Fig. 74. Detalles anatómicos de *Tarraconia*. A. Concha con una cápsula ovígera en el ombligo. B. Sistema nervioso parcial. C. Osfradio, ctenidio y recto en la cavidad paleal. D. Vista lateral de la concha y lazo del recto en la cavidad paleal. E. Sistema digestivo anterior. Escalas figuras A, D: 1 mm; figura B: 250 μ m; figuras C, E: 500 μ m.

Ibérica. Es en el año 1988, cuando Boeters realiza una revisión de los dos géneros de hidróbidos valvatoides en España: *Horatia* y *Neohoratia*, y denomina tentativamente a esta especie *Neohoratia* (?) *gasulli*. En este trabajo se mencionan las diferencias con-



Fig. 75. Distribución geográfica del género *Tarraconia* en la península Ibérica.

quiológicas con otras especies peninsulares de *Neohoratia* y se comenta la necesidad de realizar su estudio anatómico para confirmar definitivamente su pertenencia a este género.

Después de varias visitas a la localidad tipo de esta *T. gasulli* (El Bañador, Altura) solo han podido colectarse conchas vacías. Esta localidad es una acequia de riego antigua que, durante un periodo prolongado, permaneció completamente seca. Sin embargo, se han colectado muchos ejemplares vivos en algunas fuentes situadas próximas a la misma (alrededor de 3,5 km de distancia) con características conquiológicas similares. La identificación de estas poblaciones con la de la localidad tipo ha sido posible gracias al análisis y comparación morfométrica de los caracteres conquiológicos con la de los ejemplares tipo disponibles. El estudio posterior de su anatomía, apoyado por el uso de técnicas histológicas, demuestra que la combinación de caracteres presentes en esta especie es única y que, por tanto, no es posible asignar esta especie a ningún otro género anteriormente descrito.

De todas las características propias de este género, la más destacable por su rareza es la ausencia de receptáculo seminal. Este rasgo ha sido ya mencionado en otros géneros pertenecientes a la familia Hydrobiidae que adoptan diferentes estrategias reproductivas para suplir su función. En el género *Moitessieria* el almacenamiento del esperma se realiza en varias zonas del conducto del oviducto en lugar de

un solo sitio (Bodon y Giusti, 1991), como sucede en *T. gasulli*. Las diferencias entre ambos residen en la forma de la concha, la microescultura reticular de la teleoconcha, el estrecho tamaño del ombligo, el origen del conducto de la bursa, la presencia de un largo conectivo subesofágico y la existencia de un pene simple y apuntado que, en ocasiones, presenta excrecencias glandulares en *Moitessieria*.

El género *Trochydrobia* de Australia también carece de receptáculo seminal. Su función es asumida bien por una región engrosada de la zona posterior del canal ventral en la cápsula glandular, bien por el oviducto renal (Ponder *et al.*, 1989). *Trochydrobia punicea*, además de poseer este tipo de oviducto renal, presenta cápsulas ovígeras en el ombligo, tal y como sucede en *Tarraconia gasulli* y *T. rolani*. Sin embargo, y a pesar de todas las semejanzas que han sido argüídas tras su comparación con los géneros europeos del denominado “complejo *Horatia-Pseudamnicola*” (la forma de la concha, el sistema nervioso, la genitalia anterior femenina, etc.) otros rasgos separan a *Trochydrobia* como la diferencia en el tamaño de la concha, la ausencia de la variz del extremo de la abertura, la diferente disposición del intestino sobre el saco del estilo, la forma del recto en la cavidad paleal, la presencia de dos cúspides basales en el diente central, la presencia de una glándula del albumen bien desarrollada junto con una bursa copulatriz que no sobresale de ésta, la existencia de un pene simple y la propia distribución geográfica de cada uno de estos géneros.

En el género *Balconorbis* no existe ningún tipo de reservorio para el esperma (ni bursa copulatriz ni receptáculo seminal), de forma que se almacena también en una región anterior engrosada del oviducto renal. Este género posee una serie de características diferenciales como son la posesión de una concha de tipo planispiral, la microescultura espiral de la concha, la total despigmentación del cuerpo, la ausencia de ctenidio, la existencia de un pene con una glándula apocrina y la presencia de un conducto de la espermateca. Lo mismo sucede en una especie del género *Phreatodrobia*, *P. rotunda*; aunque esta especie se diferencia por otros rasgos como la posesión de una concha planispiral, un opérculo estriado y con múltiples espiras, la ausencia de ctenidio, la disposición del lazo intestinal sobre el saco del estilo y un pene simple (Hershler y Longley, 1986). *Atebbania*, género descrito en el sur de Marruecos, carece, al igual que los anteriores, de receptáculo seminal. A pesar de ello se diferencia, entre otras cosas, en la forma elongada-oval de la concha, en la microescultura reticulada de la teleoconcha, en el estilete del ápice del pene y en la inserción postero-ventral del conducto de la bursa (Ghamizi *et al.*, 1999).

La ausencia de receptáculo seminal no es una característica exclusiva de la familia Hydrobiidae. Así, en la familia Pyrgulidae encontramos especies que en lugar de un receptáculo seminal poseen estructuras glandulares en el oviducto renal (Radoman, 1983). Además de este origen glandular, que diferencia a las especies de esta familia de las demás mencionadas, presentan otros caracteres peculiares como un ciego gástrico y un diente central sin cúspides basales y sin las típicas alas latera-

les características de la subfamilia Hydrobiinae. En la familia Pomatiopsidae, el género *Gammatricula* desarrolla un ensanchamiento en el oviducto renal de forma y posición similar al del género *Tarraconia* (Davis *et al.*, 1990).

La ausencia del receptáculo seminal, cuya función ha sido transferida a una zona del oviducto renal, es uno de los caracteres más importantes de este género. Sin embargo, este hecho que ha sucedido en diferentes táxones, incluso pertenecientes a familias diferentes (Hydrobiidae, Pyrgulidae y Pomatiopsidae) sugiere la posibilidad de que se trate de un caso de convergencia adaptativa. Este argumento parece apoyar la hipótesis de Bodon y Giusti (1991) de que la familia Moitissieridae, que fue distinguida fundamentalmente por este carácter (Boeters, 1973), debería ser considerada como sinónimo de la familia Hydrobiidae.

En conclusión, la combinación de todos los caracteres diagnósticos de *Tarraconia*, así como su clara distinción con los demás táxones ibéricos de la familia Hydrobiidae y con los géneros europeos conocidos, hace necesaria la creación de este nuevo género, endémico de la península Ibérica.

Tarraconia gasulli (Boeters, 1981)

SINONIMIAS

Hauffenia (*Neohoratia*) *gasulli* Boeters, 1981. En: Gasull, *Boll. Soc.Hist. Nat. Balears*, 25: 88-89

Neohoratia gasulli (Boeters): Bole y Velkovrh, 1986. En: Botosaneanu (Ed.), *Stygofauna Mundi*: 177-208

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo: holotipo: SMF 256390 una concha por designación original (Figs. 76A-C, 77A-B; Tabla 105); paratipos: BOE 952 Gas., SMF 305476 (1 concha) y NNM 55554 (1 concha). (01) MNCN 15.05/32057 (en seco) (7/3/1990) (Figs. 76D-F) y MNCN 15.05/32059 (en seco) (17/10/1992).

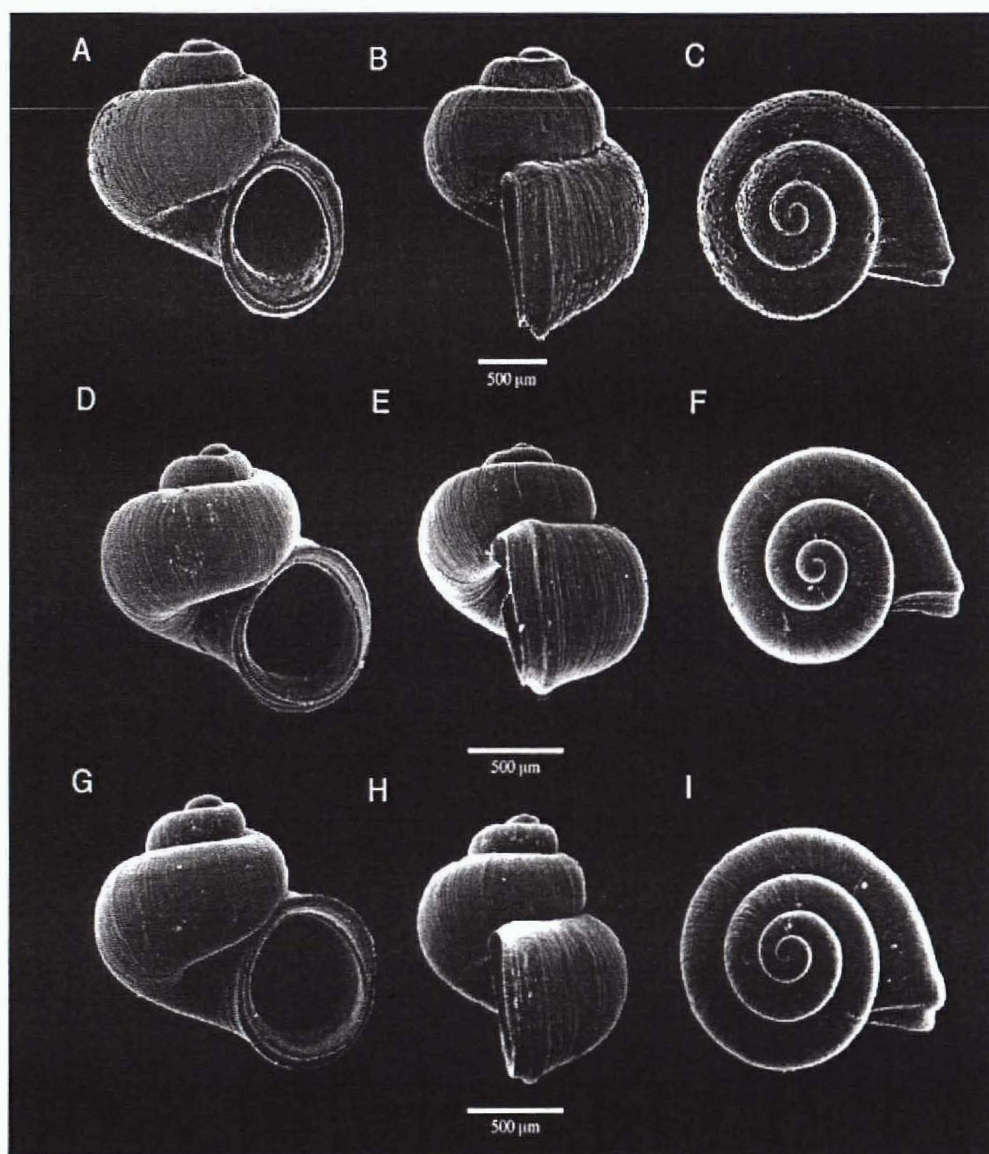


Fig. 76. Conchas de *Tarraconia gasulli*. A, B y C. Holotipo. D, E y F. Conchas procedentes de la localidad tipo (El Bañador, Altura, Castellón). G, H e I. Conchas procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón.

Otras localidades: Esta especie se distribuye en las provincias de Castellón y Valencia (Fig. 75).

El Bañador, Altura, Castellón, (localidad tipo) UTM: 30SYK145133 (7/3/1990) (R.A., D.M. y J.M.R.) MNCN. 15.05/32.057 (en seco), (17/10/1992) (D. M. y N. M.), MNCN. 15.05/32.059 (en seco); Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón, UTM: 30SYK132163 (7/3/1990) (R. A., D. M. y J.M.R.) MNCN. 15.05/32.058 (en seco, etanol al 75% y preparaciones metalizado para MEB), (15/6/1994) (G.T.) MNCN. 15.05/32.060 (etanol y preparaciones metalizadas para MEB), (25/5/1998) (B. A.) MNCN. 15.05/32.066 (etanol y material congelado a -72°C) (Figs. 76G-I, 77C-F); Accequia en Navajas, Castellón, UTM: 30SYK133161 (7/3/1990) (R. A., D. M. y J.M.R.) MNCN. 15.05/32.062 (en seco y etanol al 75%); Font Nova, Benifaió, Castellón, UTM: 30SYJ513218 (17/3/1994) (G. T.) MNCN. 15.05/32.063 (etanol al 75%); Fuente de Las Provincias, Segorbe, Valencia, UTM: 30SYK1515 (6/10/1990) (E. R.) MNCN. 15.05/32.064 (etanol y preparaciones metalizadas para MEB); Ermida Nª Sra. de la Esperanza (2'5 km desde Segorbe), Castellón, UTM: 30SYK134162 (6/10/1990) (E. R.) MNCN. 15.05/32.065 (etanol y preparaciones metalizadas para MEB).

LOCALIDAD TIPO. La localidad tipo de esta especie es la única que se menciona en el artículo de Gasull (1981): El Bañador, Altura, Castellón.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 105). La concha es valvatiforme (Figs. 76A, D, G), blanquecina, translúcida y tiene entre 3,5 y 4 vueltas de espira (Figs. 76C, F, I). Las vueltas de

Tabla 105. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de: 1- El Bañador, Altura, Castellón (localidad tipo).; 2 Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón (* n= 31; 3- Fuente Las Provincias, Segorbe, Castellón.

	1	2	3
	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín) (n= 31)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín) (n= 33)	Media ± S.D.;C.V (Máx-Mín) (n= 10)
SL	1,58 ± 0,08; 0,05 (1,80-1,48)	1,61 ± 0,15; 0,09 (1,92-1,24)	1,49 ± 0,09; 0,06 (1,67-1,38)
SW	1,59 ± 0,07; 0,04 (1,72-1,44)	1,51 ± 0,14; 0,09 (1,84-1,18)	1,69 ± 0,15; 0,07 (2,00-1,54)
SL/SW	1,00 ± 0,04; 0,04 (0,98-0,80)	1,06 ± 0,06; 0,06 (1,19-0,90)	0,88 ± 0,05; 0,05 (0,95-0,79)
AH	0,89 ± 0,04; 0,04 (0,98-0,80)	0,88 ± 0,07; 0,08 (1,06-0,73)	0,90 ± 0,05; 0,05 (1,01-0,85)
LBW	1,34 ± 0,06; 0,04 (1,49-1,26)	1,32 ± 0,12; 0,09 (1,60-1,10)	1,21 ± 0,06; 0,05 (1,33-1,11)
WBW	1,23 ± 0,05; 0,04 (1,34-1,14)	1,21 ± 0,09; 0,07 (1,40-0,94)	1,20 ± 0,09; 0,08 (1,37-1,07)
AmL	0,81 ± 0,05; 0,06 (0,90-0,70)	0,81 ± 0,05; 0,07 (0,95-0,67)	0,80 ± 0,06; 0,07 (0,85-0,68)
AmW	0,70 ± 0,03; 0,04 (0,76-0,64)	0,69 ± 0,05; 0,07 (0,80-0,58)	0,73 ± 0,04; 0,05 (0,80-0,68)
WPW	0,64 ± 0,05; 0,08 (0,78-0,56)	0,68 ± 0,08; 0,11 (0,82-0,50)	0,63 ± 0,06; 0,09 (0,71-0,55)
WAW	0,25 ± 0,03; 0,14 (0,32-0,14)	0,29 ± 0,04; 0,14 (0,38-0,22)	0,26 ± 0,04; 0,15 (0,35-0,21)
NSW	3,76 ± 0,19; 0,05 (4,00-3,50)	3,84 ± 0,22; 0,06 (4,00-3,50) *	3,65 ± 0,17; 0,05 (4,00-3,50)

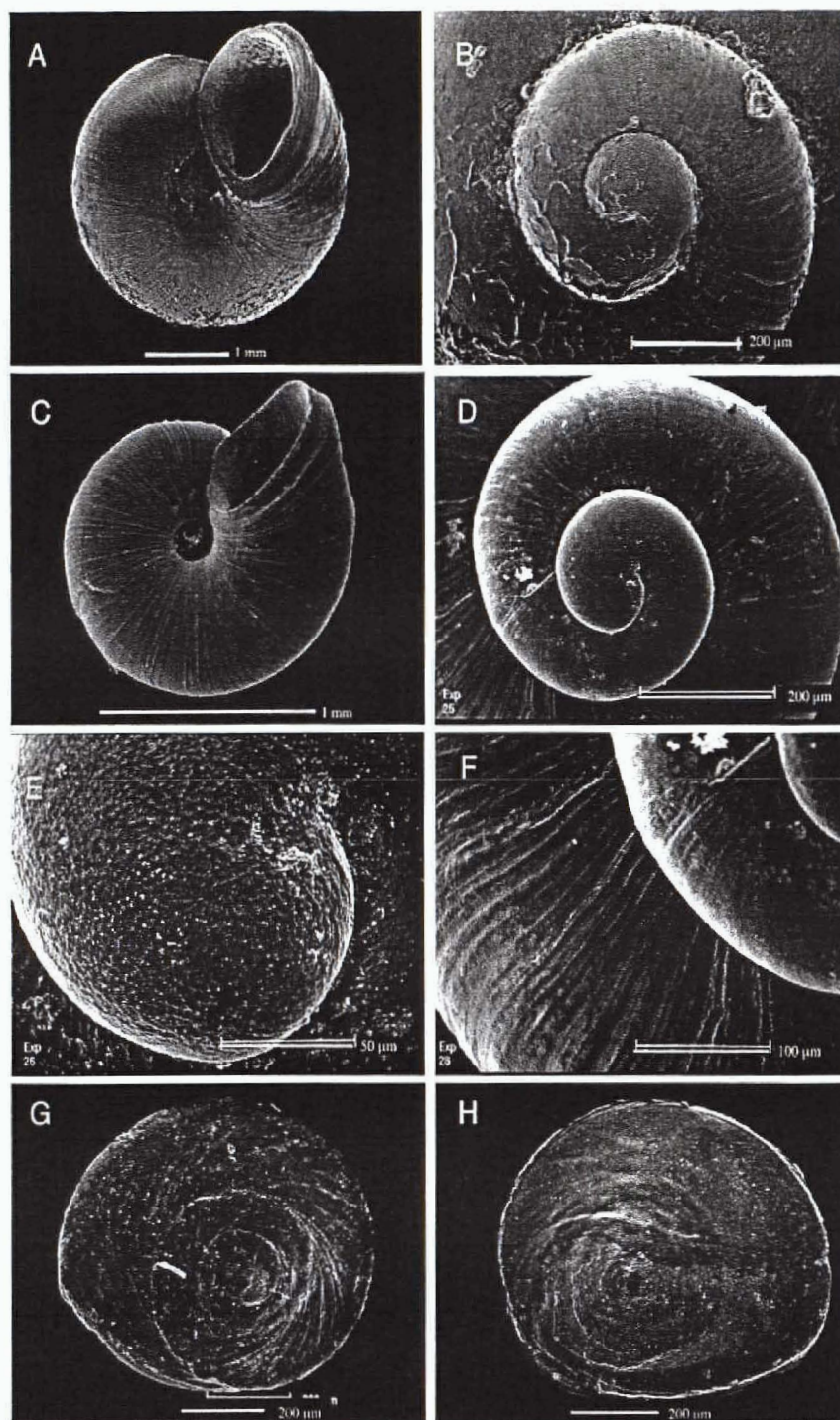


Fig. 77. Concha y opérculo de *Tarraconia gasulli*. A y B. Holotipo. C-H. Ejemplares procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón. A y C. Ombligo. Nótese la variz de la abertura. B y D. Protoconcha. E. Microescultura de la protoconcha. F. Microescultura de la teleoconcha. G y H. Caras externa e interna del opérculo.

espira son redondeadas y la última ocupa 5/6 de la longitud total de la concha. Las suturas son profundas. Tanto la teleoconcha como la protoconcha presentan la microescultura típica de este grupo (Figs. 77E-F). La protoconcha tiene alrededor de 1-1,5 vueltas de espira (Figs. 77B, D). La anchura total de la protoconcha es de 0,32 mm y la de su núcleo de 0,15 mm, aproximadamente. La abertura es redondeada y

frontal. La última vuelta presenta una variz posterior al borde de la abertura muy característica (Figs. 76B, E, H). El labio interno se repliega moderadamente sobre el ombligo. Éste es de tamaño intermedio (Figs. 77A, C), tiene un diámetro aproximado de 200 μm , es decir, 1/7 del diámetro de la concha y, a veces, encierra una cápsula ovífera en su interior (Fig. 74A). El borde externo de la concha es recto (Figs. 76B, E, H).

Opérculo (Tabla 106). El opérculo es paucispiral, ovalado y su núcleo, que es de color amarillo pálido, está situado muy próximo al centro del mismo (Fig. 77G). La impresión muscular de la cara interna del opérculo es ovalada (Fig. 77H).

Tabla 106. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de: 1- Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón; 2- Fuente Las Provincias, Segorbe, Valencia.

	1	2
	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)	Media \pm S.D.; C.V (Máx-Mín)
OL	0,74 \pm 0,11; 0,14 (0,85-0,56) (n= 7)	0,71 \pm 0,14; 0,20 (0,80-0,55) (n= 3)
OW	0,60 \pm 0,08; 0,14 (0,67-0,45) (n= 7)	0,60 \pm 0,12; 0,20 (0,69-0,46) (n= 3)
OLWL	0,21 \pm 0,05; 0,22 (0,24-0,16) (n= 3)	0,23 \pm 0,01; 0,06 (0,24-0,22) (n= 2)
OLWW	0,18 \pm 0,03; 0,18 (0,21-0,15) (n= 3)	0,22 \pm 0,02; 0,10 (0,23-0,20) (n= 2)
NL	0,40 \pm 0,09; 0,23 (0,50-0,29) (n= 4)	0,34 \pm 0,08; 0,23 (0,40-0,29) (n= 2)
NW	0,43 \pm 0,12; 0,27 (0,57-0,29) (n= 4)	0,45 \pm 0,01; 0,01 (0,46-0,45) (n= 2)
OL/OW	1,23 \pm 0,04; 0,03 (1,28-1,16) (n= 7)	1,17 \pm 0,01; 0,01 (1,18-1,16) (n= 3)

Cabeza-pie. La cabeza es, en conjunto, de color negro aunque este color no se distribuya homogéneamente (Fig. 80C). Esta pigmentación se va perdiendo a medida que nos acercamos al morro, el cual está totalmente despigmentado, permitiéndonos observar el saco radular por transparencia. Hay gránulos de color naranja pálido alrededor de los ojos. Los tentáculos son negros, principalmente en la base, y tienen a lo largo una banda de color blanco. La punta de los tentáculos está despigmentada. En la planta del pie hay dispersos gránulos de color blanco.

Sistema nervioso. Los dos ganglios cerebrales son aproximadamente del mismo tamaño (Fig. 74B). El ganglio pleural izquierdo y derecho también son más o menos del mismo tamaño y se distinguen sobresaliendo de la curvatura que forma el ganglio cerebral. Una vez extirpado el esófago, recto, observamos como estos dos ganglios están fusionados, es decir, no existe ningún conectivo entre ambos. Las medidas son las siguientes: longitud del ganglio cerebral: 0,22 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,09 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,09 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,05 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,07 mm; longitud del conectivo supraesofágico: 0,15 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,48.

Pigmentación externa del manto. El epitelio del manto está uniformemente pigmentado de negro, excepto en la última vuelta, en donde la pigmentación es más tenue, con lo que es posible observar la posición del intestino en esta zona. El borde del manto es oscuro.

Cavidad paleal (Tabla 107). El ctenidio está bien desarrollado (Fig. 74C) y presenta un número variable de lamelas, generalmente alrededor de 14, si bien hemos encontrado ejemplares desde 11 hasta 18. Se extiende prácticamente a lo largo de toda la cavidad paleal. El osfradio es de grosor intermedio, casi dos veces más largo que ancho, y está situado en posición central o ligeramente posterior en relación con el ctenidio. Ocupa aproximadamente 1/5 de la longitud de la cavidad paleal. Las lamelas son largas y prácticamente del mismo grosor en la base y en el extremo.

Tabla 107. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Os L (n= 5)	0,21	0,09	0,42	0,37	0,13
Os W (n= 5)	0,12	0,03	0,29	0,17	0,08
Ct L (n= 5)	0,64	0,26	0,41	0,92	0,28
Ct W (n= 5)	0,15	0,04	0,30	0,22	0,09

Sistema digestivo (Tabla 108). Los lóbulos anteriores del hepatopáncreas solapan a la cámara posterior del estómago (Fig. 73) que es similar o ligeramente inferior a la cámara anterior. El saco del estilo sobresale notoriamente del lazo que forma el intestino (Fig. 74E). El recto en la cavidad paleal forma una curva en U (Fig. 74D) y finaliza en el ano, que se encuentra situado algo separado del borde del manto.

La rádula (Tabla 109) es típicamente taenioglosa (Figs. 78A-B), es de tamaño mediano (0,2%), y tiene un diente central con la lengua basal en forma de V (Fig. 78C). El diente central posee una cúspide basal recta a cada lado. La distancia que

Tabla 108. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Ss L (n= 5)	0,33	0,04	0,14	0,39	0,30
Ss W (n= 5)	0,20	0,03	0,17	0,25	0,16
St L (n= 5)	0,41	0,09	0,23	0,56	0,29
St W (n= 5)	0,32	0,03	0,11	0,36	0,26

separa ambas cúspides es aproximadamente de 9 μ m. La cúspide central de este diente es larga y apuntada y está acompañada de cinco dentículos a cada lado con una forma similar, que decrecen en tamaño a medida que nos dirigimos hacia los

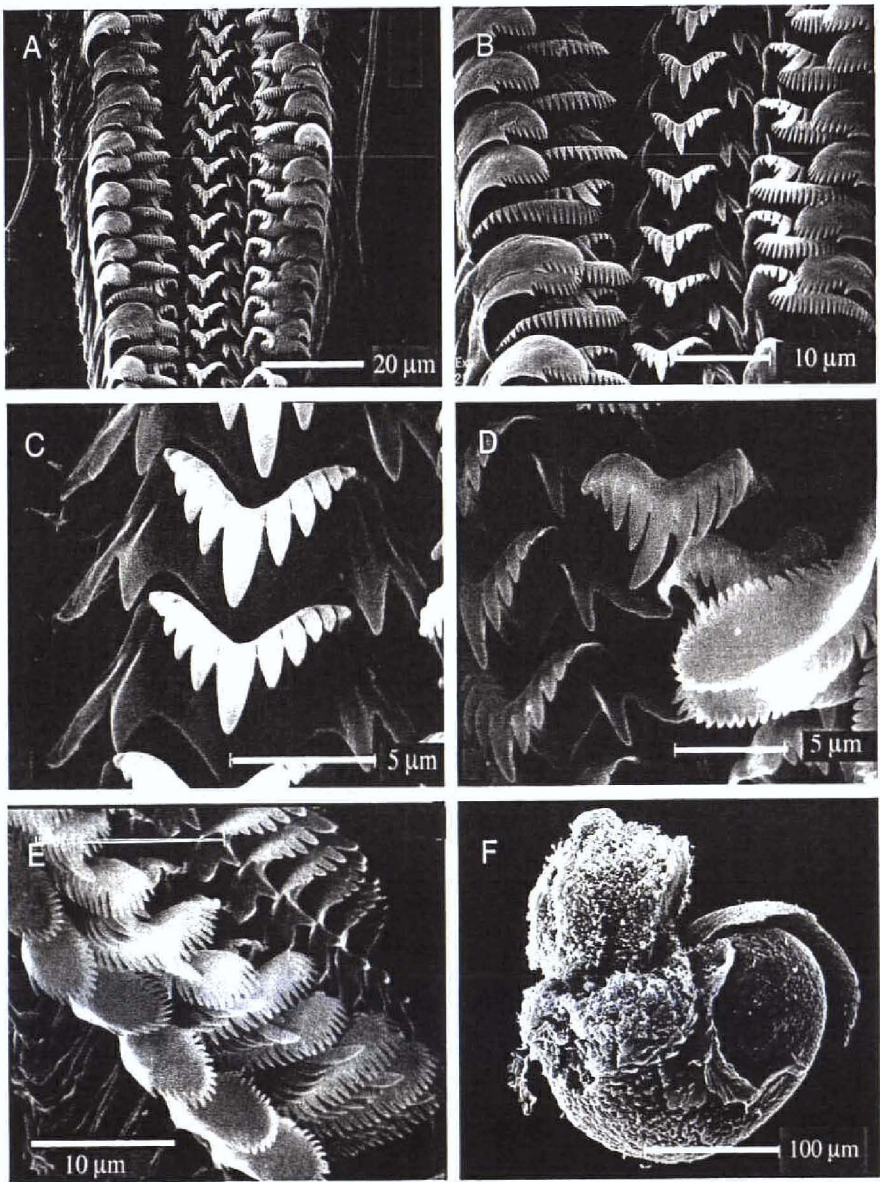


Fig. 78. Rádula y embrión de *Tarraconia gasulli*. Ejemplares procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón. **A y B.** Filas transversales de dientes. **C.** Diente central. **D y E.** Vista lateral de los dientes centrales, laterales y marginales internos y externos. **F.** Embrión con la cápsula ovígera parcialmente adherida.

extremos. El margen superior de este diente es marcadamente cóncavo. El diente lateral posee una cúspide larga en posición central que apunta hacia el diente central así como 4-5 cúspides a ambos lados de la misma que van disminuyendo de tamaño hacia los extremos (Fig. 78D). La cara de este diente es rectangular. Los denticulos de los dientes marginales externos son más pequeños que en los internos (Fig. 78E).

Tabla 109. Fórmula y dimesniones de la rádula de ejemplares de la localidad tipo.

Fórmula diente central	5(4)+C+5/1-1
W diente central	~ 7 µm
Fórmula diente lateral izdo.	4,5-C-4
Fórmula diente marginal interno	21-25 cúspides
Fórmula diente marginal externo	11-18 cúspides
L. de la rádula	~ 320 µm
W. de la rádula	~ 55 µm
Nº de filas	~ 69

Sistema genital masculino (Tabla 110). La vesícula seminal solapa ligeramente la cámara posterior del estómago (Fig. 73B). El testículo está bien desarrollado y forma múltiples lóbulos que se extienden hasta el final del cuerpo. Tal y como se mencionó en el apartado de diagnóstico general de este grupo, la maduración de las células sexuales se produce desde el exterior hacia el interior (Fig. 79G). La próstata conserva la característica forma de “haba”, como en las demás especies, y aproximadamente 1/3 de la misma se encuentra situada en el interior de la cavidad paleal. El vaso deferente posterior penetra en ésta aproximadamente por su zona media y el anterior se origina en la región más anterior de la misma.

Tabla 110. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina Ejemplares procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Pr L (n= 2)	0,52	0,08	0,15	0,58	0,46
Pr W (n= 2)	0,25	0,10	0,41	0,32	0,18
P L (n= 6)	1,00	0,24	0,24	1,40	0,74
P W. (n= 6)	0,14	0,04	0,30	0,21	0,08
L.p. L (n= 4)	0,17	0,03	0,20	0,21	0,12
L.p. W (n= 6)	0,22	0,05	0,22	0,28	0,15
Longitud cabeza (n= 5)	0,83	0,15	0,18	1,02	0,62
P L/L cabeza (n= 5)	1,31	0,43	0,33	1,82	0,73

El pene es grande y tiene un lóbulo en su parte media (Figs. 80C-D). Tras el estudio de las secciones histológicas del pene no hemos apreciado ninguna estructura glandular en este lóbulo (Fig. 79H). El pene está ligeramente pigmentado de

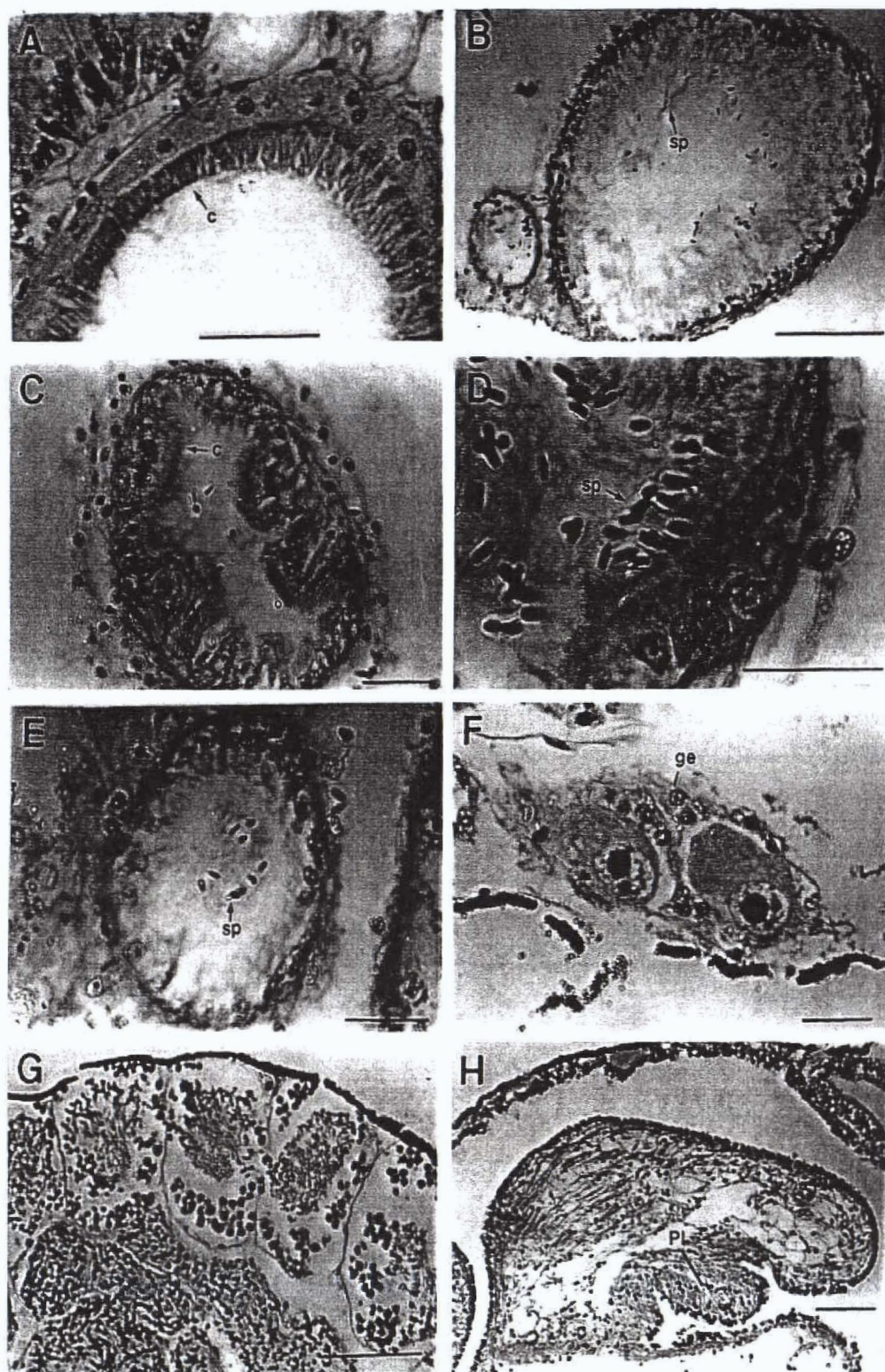


Fig. 79. Secciones histológicas de ejemplares de *Tarraconia gasulli* procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón. A. Epitelio del saco del estilo. B. Bursa copulatrix y conducto de la bursa copulatrix. C. Región ensanchada del oviducto renal. Nótese su estrecha luz. D. Cabeza de espermatozoides encajados en los cilios de las células epiteliales de la región ensanchada del oviducto renal. E. Región no engrosada del oviducto renal. Obsérvense los espermatozoides en la luz del conducto. F. Oocitos previtelogénicos. G. Lóbulos gonadales masculinos. H. Pene y lóbulo peneal. Escalas: A, C, D, E y F: 25 μ m; B, G, H: 0,1 mm (abreviaturas en el capítulo IV).

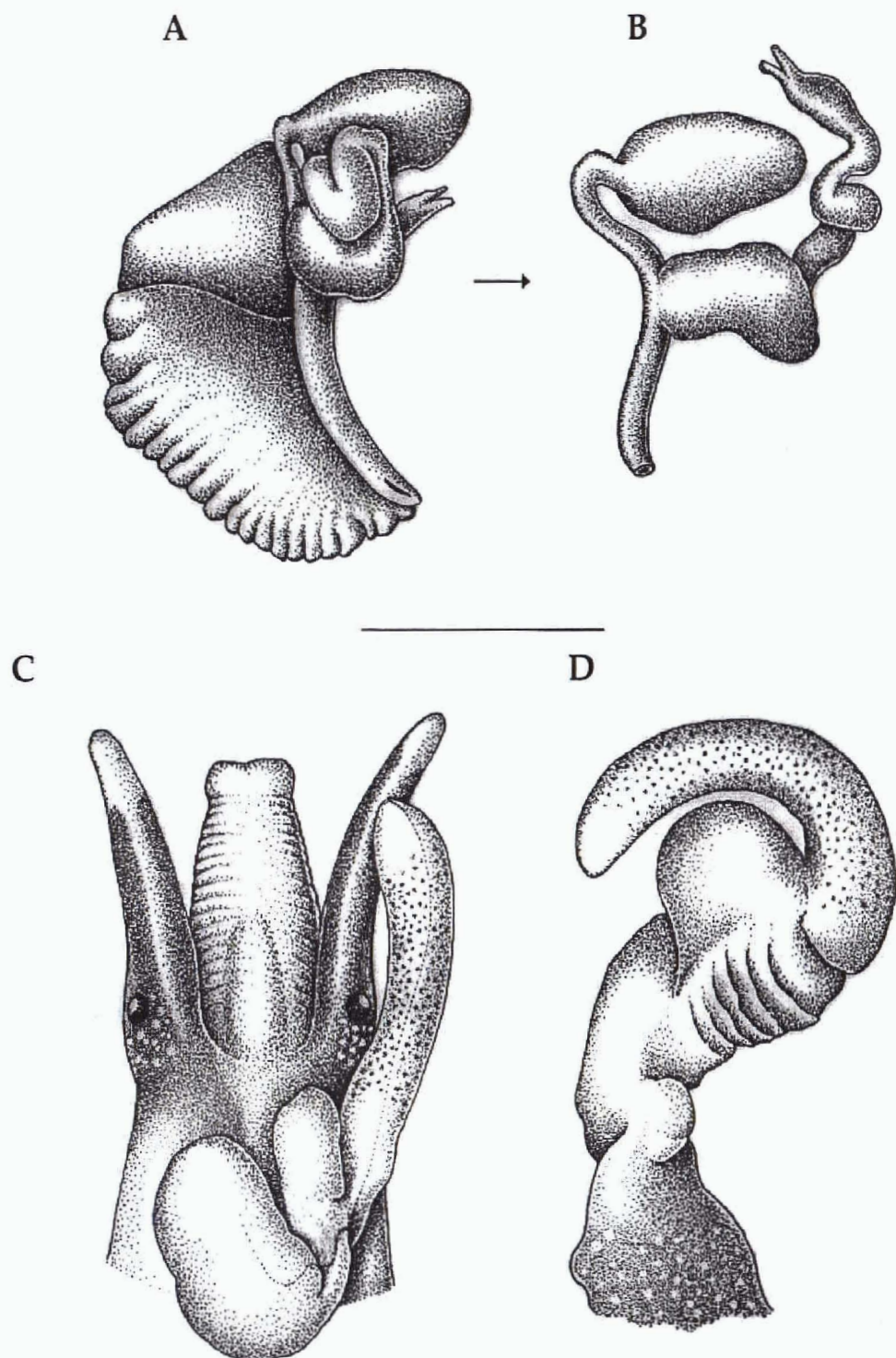


Fig. 80. Sistema genital anterior femenino y masculino de *Tarraconia gasulli*. A y B. Genitalia femenina. Nótese el ensanchamiento del oviducto renal. C y D. Cabeza de macho con pene y detalle del pene. Escala: 500 μ m.

negro en la región apical, es decir, la que se sitúa por encima del lóbulo y es aquí donde se comienza a estrechar hasta terminar en una punta redondeada. El estrecho conducto peneal se ondula levemente en la base del pene y continúa en línea recta a lo largo del mismo, próximo al margen externo. La base del pene es de grosor intermedio y no muy diferente al resto de este órgano.

Sistema genital femenino (Tabla 111). El oviducto renal forma un lazo muy plegado que se apoya sobre el oviducto paleal y la bursa copulatrix (Fig. 80A). La región del oviducto renal que está próxima al conducto de la bursa copulatrix está anormalmente engrosada (Fig. 80B) porque su epitelio interno, que está profusamente ciliado, forma unos pliegues internos muy desarrollados que dejan muy reducido el lumen del oviducto (Fig. 79C). Tras el estudio de las secciones histológicas de la genitalia anterior de cinco hembras, hemos podido comprobar que las cabezas de los espermatozoides que se encuentran en el oviducto renal tras el proceso de fecundación permanecen enganchadas entre estos cilios, mientras que sus flagelos quedan libres y orientados hacia el lumen (Figs. 79C-D). Como esta especie carece de receptáculo seminal, parece ser que las células columnares ciliadas del epitelio interno de esta zona del oviducto renal adoptarían la función de almacenamiento del espermatozoides. El espermatozoide que no se ancla a estos cilios permanece de forma "no orientada" en el lumen del resto del oviducto renal. El epitelio del resto del oviducto es, por el contrario, mucho más delgado (similar al de la bursa copulatrix) y no forma estos pliegues tan notorios (Fig. 79E). La bursa copulatrix sobresale del extremo posterior del oviducto paleal (Fig. 80A). Se trata de una bursa grande, mide aproximadamente 1/3 de la longitud del oviducto paleal, piriforme, sin ciliación (Fig. 79B) y que constituye casi la mitad de la longitud total del oviducto paleal. El conducto de la bursa es largo aunque algo menos de la mitad de la longitud de la bursa copulatrix.

Tabla 111. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes del Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Op L (n= 3)	0,71	0,05	0,07	0,76	0,67
Op W (n= 3)	0,43	0,01	0,02	0,44	0,42
G.a. L (n= 3)	0,31	0,14	0,45	0,45	0,17
C.g. L (n= 3)	0,39	0,09	0,24	0,50	0,31
BC L (n= 4)	0,27	0,04	0,16	0,34	0,16
BC W (n= 4)	0,19	0,04	0,18	0,23	0,13
dBC L (n= 4)	0,24	0,07	0,28	0,23	0,07
dBC W (n= 4)	0,05	0,01	0,22	0,06	0,04

Aproximadamente, la mitad del oviducto paleal está incluido en la cavidad paleal y comprende prácticamente toda la cápsula glandular, que es ligeramente mayor que la glándula del albumen. En algunos casos, la glándula del albumen es muy pequeña. El oviducto paleal no está estrangulado en su zona media.

El ovario femenino (Fig. 73A) se distingue gracias a los oocitos vitelogénicos, los cuales contienen un gran citoplasma lleno de vitelo y miden entre 120-200 μm

de longitud (Fig. 79F). Estos gránulos de vitelo son de color amarillo iridiscente. Los oocitos previtelogénicos son redondeados y miden alrededor de 30-60 μm de diámetro.

Cápsulas ovígeras. Es frecuente encontrar ejemplares que poseen una cápsula ovígera en el interior del ombligo. Esta cápsula, presente tanto en machos como en hembras, mide unas 200 μm y contiene una larva en diferentes estados de maduración (Fig. 78F).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie está restringida a unas cuantas localidades de las provincias de Castellón y Valencia. Vive en manantiales, canales de irrigación con aguas limpias y mucha vegetación. En estos medios tan estables es posible encontrarlos en la vegetación, las piedras e incluso el limo. Se considera extinguida en la localidad tipo.

Características físico-químicas.

Nº de localidad	1	2
	(7/3/90)	(7/3/90)
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	17,8	17,6
PH	6,5	7,0
Ox. disuelto (mg/l)	9,9	10,9
Turbidez (ppm)	14	10
Conductividad(abs)	567	563
Calcio (mg/l)	120	—
Dur. carbon. ($^{\circ}\text{dh}$)	4,2	—
Alcalinidad(mval/l)	4,1	—
Dureza total ($^{\circ}\text{dh}$)	25	—

Loc. 1: Manantial La Esperanza, Navajas, Castellón.

Loc. 2: Acequia en Navajas, Castellón.

FAUNA ACOMPAÑANTE. *Pisidium nitidum*, *Bythinia tentaculata*, *Melanopsis* sp., *Lymnaea truncatula*, *L. palustris*, *Theodoxus fluviatilis*, *Belgrandia* sp., *Physa acuta*, *Ferri-sia* sp. y *Pseudamnicola* sp.

OBSERVACIONES. Esta especie fue descrita por Boeters (1981) como *Hauffenia* (*Neohoratia*) *gasulli* en un artículo de Gasull sobre la fauna de moluscos terrestres y de agua dulce de la provincia de Castellón. La descripción de esta nueva especie se basó únicamente en caracteres conquiológicos y decía así: "Concha valvatiforme, cónica, con aprox. 3,5 vueltas de espira. La boca en la penúltima vuelta permanece en la misma línea, ni

más alta ni más baja. Peristoma cortante, no ensanchado, algo circular, solamente algo hinchado por encima, y situado directamente en la penúltima vuelta, por lo que el ombligo queda totalmente abierto. El tuberculito, bien visible, cae detrás del borde del peristoma. Altura de la concha aprox. 1,5 mm y diámetro aprox. 106 mm" (transcripción del original). El diámetro de la concha es, sin duda, un error tipográfico y correspondería realmente a 1,6 mm.

Posteriormente, Bole y Velkovrh (1986) y Boeters (1988) modifican tentativamente esta nominación por la de *Neohoratia gasulli*. El conjunto de los caracteres antes mencionados, el desconocimiento de la anatomía de esta especie y algunas diferencias respecto a otras especies del género *Neohoratia* conducen a este último autor a estimar como dudosa su adscripción a este género. Sus diferencias se basan, fundamentalmente, en la genitalia femenina, dado que las especies del género *Neohoratia* poseen dos receptáculos seminales y carecen de bursa y del característico ensanchamiento del oviducto renal.

La morfología interna de este oviducto es similar a la que presenta el receptáculo seminal, es decir, tiene un epitelio ciliado —a diferencia del resto del oviducto y de la bursa copulatrix— que contiene el "esperma orientado" y almacenado tal y como sucede en el interior de cualquier receptáculo seminal (Fretter y Graham, 1994: 303-306). La existencia de un oviducto renal tan desarrollado no ha sido observada en ninguna otra especie de Hydrobiidae en la península Ibérica.

Se encontraron ejemplares vivos en todas las poblaciones citadas salvo en la localidad tipo (El Bañador, Altura). Es necesario hacer mención especial de dos de las poblaciones citadas para esta especie. En la primera, Benifaió (Valencia), sólo se pudieron colectar tres ejemplares adultos y un juvenil. A pesar de los escasos datos obtenidos de las conchas y de la genitalia femenina, se ha decidido incluir a esta población, hasta que sea posible el estudio de nuevo material. En segundo lugar, la población de Segorbe muestra ligeras variaciones en las proporciones de la concha pero posee la misma forma general de la concha y la variz característica de esta especie. La genitalia femenina presenta el modelo descrito en *T. gasulli*. Sin embargo, el pene es más estrecho, más largo y presenta un lóbulo de menor tamaño. Dada su localización geográfica, entre la localidad tipo y Navajas, se ha considerado a esta población dentro de esta especie hasta que se pueda disponer de más ejemplares para su estudio.

Tarraconia rolani Ramos, Arconada y Moreno, 2000

MATERIAL ESTUDIADO

Material tipo: holotipo (Figs. 81A, E, F), MNCN 15.05/33131 y paratipos (Figs. 81C, G, I, 82B), MNCN 15.05/33131, MNCN 15.05/33132 (Figs. 81B, D, H, 82A), MNCN 15.05/33136.

Otras localidades: esta especie ha sido hallada en Tarragona (Fig. 75).

Canal de irrigación en la carretera de San Carlos de la Rápita a Tortosa, La Carroba, Tarragona, UTM: 31TBF943134 (29/3/1990) (R.A., D.M. y J.B.) MNCN. 15.05/33132 (etanol y preparaciones metalizadas para el MEB), (30/9/1990) (E.R.) MNCN 15.05/33131 (holotipo, etanol y preparaciones metalizadas para el MEB), (13/3/1999) (B.A. y J.A.) (etanol al 75% y material congelado a -72°C) (13/3/1999). Ullal Baltasar, Amposta, Tarragona, UTM: 31TBF969054, (30/3/1990) (J. B., D. M., R. A.) MNCN. 15.05/33133 (seco y etanol al 75%), (25/7/1996) (C. N.) MNCN. 15.05/33134 (en seco), (13/11/1999) (B.A.) MNCN. 15.05/33137 (etanol al 75%).

LOCALIDAD TIPO. Canal de irrigación en la carretera de San Carlos de la Rápita a Tortosa, La Carroba, Tarragona, UTM: 31TBF943134.

ETIMOLOGÍA: Esta especie está dedicada al Dr. Emilio Rolán por su importante contribución al conocimiento de la malacofauna española de agua dulce.

MORFOLOGÍA

Concha (Tabla 112). La concha es valvatiforme (Figs. 81A-C), pequeña, más ancha (1,52-2,00 mm) que alta (1,17-1,80 mm), delgada, blanquecina y translúcida y tiene entre 3,5-4 vueltas de espira (Figs. 81G-H). El periostraco es amarillento. Las vueltas

Tabla 112. Dimensiones (mm) de la concha. Ejemplares procedentes de la Fuente La Carroba, Tarragona (localidad tipo).

n= 28	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
SL	1,51	0,17	0,11	1,80	1,17
SW	1,69	0,10	0,06	2,00	1,53
SL/SW	0,90	0,12	0,13	1,11	0,64
AH	0,87	0,18	0,20	1,05	0,79
LBW	1,21	0,14	0,12	1,44	0,91
WBW	1,20	0,09	0,07	1,43	0,95
AmL	0,79	0,04	0,06	0,90	0,67
AmW	0,71	0,05	0,07	0,88	0,60
WPW	0,66	0,07	0,11	0,50	0,81
WAW	0,28	0,04	0,15	0,35	0,20
NSW	3,77	0,24	0,06	4,00	3,50

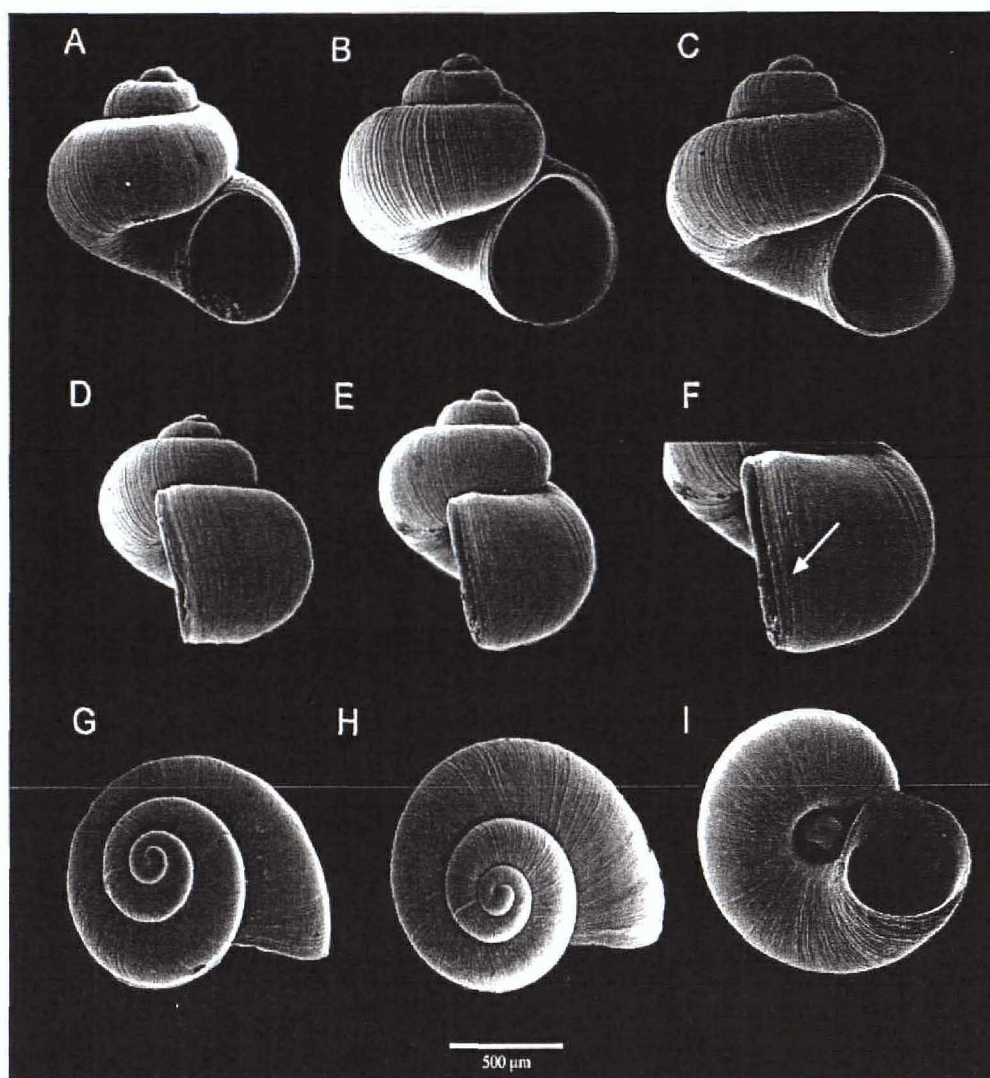


Fig. 81. Conchas de *Tarraconia rolani* de la localidad tipo (La Carroba, Tarragona). A, E, F. Holotipo. B, C, D, G, H, I. Paratipos. A, B y C. Conchas de frente. D y E. Conchas de perfil. F. Detalle de la variz de la abertura. G y H. Vista apical. I. Ombligo con cápsula ovígera.

de espira son redondeadas y las suturas que las separan son profundas. La última vuelta ocupa $5/6$ de la longitud total de la concha. La abertura es redondeada y posee una ligera angulosidad en la zona superior próxima a la penúltima vuelta. El labio externo es recto (Figs. 81D-E) y tiene una variz poco pronunciada posterior al borde de la abertura (Fig. 81F). La microescultura de la protoconcha presenta una típica punteadura característica de este grupo de especies (Fig. 82B). Tiene 1,5 vueltas de espira (Fig. 82A), una anchura total alrededor de 0,34 mm y un núcleo con una anchura de 0,12 mm aproximadamente. La escultura de la teleoconcha es suave y posee unas líneas de crecimiento estrechas y regulares (Fig. 82B).

El ombligo es de tamaño intermedio (Fig. 81I), mide alrededor de 0,33 mm, y constituye aproximadamente $1/5$ del diámetro mayor de la concha. Presenta frecuentemente, al igual que en *T. gasulli*, una cápsula ovígera en su interior con un embrión en diferentes estados de maduración.

Opérculo (Tabla 113). El opérculo es córneo, ovalado, paucispiral y delgado (Figs. 82C-E). El núcleo del mismo tiene un color amarillento pálido y se sitúa próximo al centro.

Tabla 113. Dimensiones (mm) del opérculo. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
OL (n= 4)	0,73	0,03	0,04	0,76	0,69
OW (n= 5)	0,62	0,03	0,04	0,65	0,60
OLWL (n= 5)	0,22	0,03	0,14	0,27	0,19
OLWW (n= 5)	0,19	0,03	0,15	0,22	0,16
NL (n= 4)	0,35	0,03	0,08	0,37	0,31
NW (n= 5)	0,43	0,01	0,02	0,44	0,42
OL/OW (n= 4)	1,16	0,02	0,01	1,18	1,15

Cabeza-pie. La cabeza está pigmentada en marrón (Fig. 84C) y este color desapareciendo en dirección al morro que está completamente despigmentado, lo que permite observar por transparencia el saco radular. Los tentáculos son oscuros, principalmente en la base, y presentan una banda central de color blanco. La punta de los tentáculos está despigmentada. En el propodio y mesopodio se observan gránulos de color blanco.

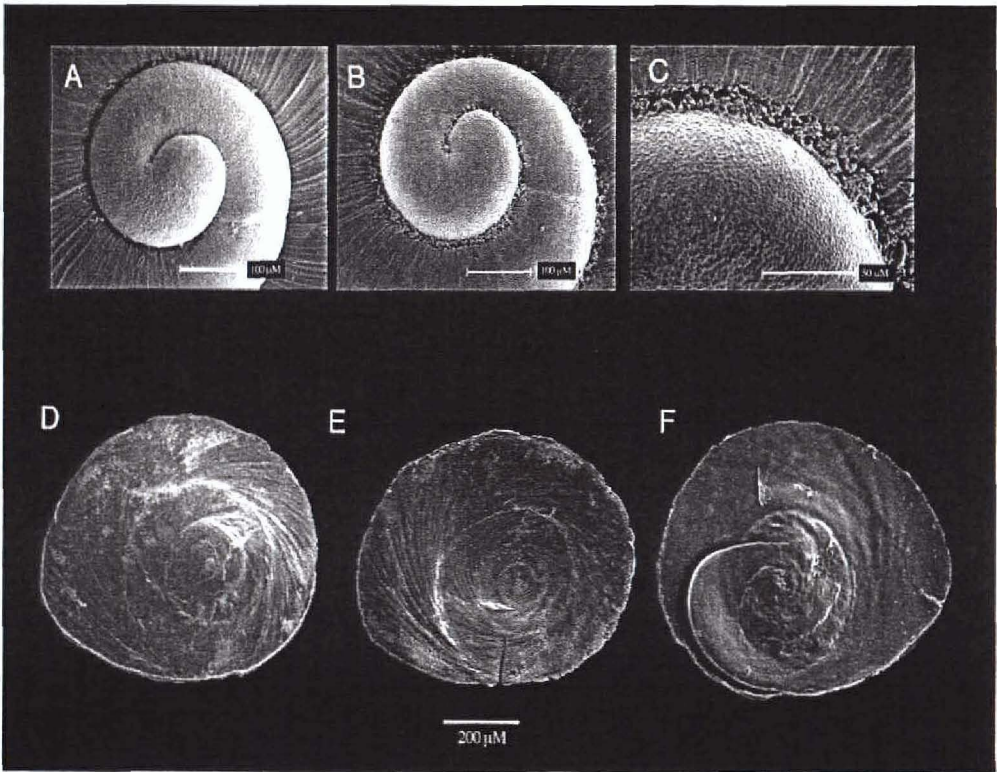


Fig. 82. Concha y opérculo de *Tarraconia rolani* de la localidad tipo (La Carroba, Tarragona). A-C. Protoconcha y microescultura. D-F. Caras externas e interna del opérculo. Escala figuras A-B: 100 μm; figura C: 50 μm.

Sistema nervioso (Fig. 74B). El sistema nervioso de esta especie es similar al de *T. gasulli*. Los dos ganglios cerebrales permanecen unidos por un conectivo. Ambos ganglios pleurales son de tamaño similar y surgen de la curvatura de los ganglios cerebrales. El ganglio pleural derecho está unido al supraesofágico por un conectivo largo. Las medidas son las siguientes: longitud del ganglio cerebral derecho: 0,17 mm; longitud del conectivo cerebroideo: 0,05 mm; longitud del ganglio pleural derecho: 0,09 mm; longitud del ganglio pleural izquierdo: 0,10 mm; longitud del ganglio supraesofágico: 0,09 mm; longitud del ganglio subesofágico: 0,08 mm; longitud del conectivo pleurosupraesofágico: 0,10 mm. El valor de la concentración ganglionar (RPG) es 0,39.

Pigmentación externa del manto. Está uniformemente pigmentado de color marrón salvo en la última vuelta, en donde la tenue pigmentación permite observar, por transparencia, la posición del recto en la cavidad paleal.

Cavidad paleal (Tabla 114). El ctenidio está bien desarrollado y tiene un número variable de lamelas que oscila entre 11 y 16 (Fig. 74C). En la base del ctenidio y próximo al cuello se sitúa un osfradio ovalado.

Tabla 114. Dimensiones (mm) del osfradio. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Os L (n= 5)	0,29	0,05	0,18	0,37	0,24
Os W (n= 5)	0,14	0,03	0,23	0,19	0,11
Ct L (n= 5)	0,62	0,14	0,23	0, 81	0,50
Ct W (n= 5)	0,16	0,02	0,12	0,19	0,14

Sistema digestivo (Tabla 115). Tanto el estómago como el saco del estilo (Fig. 74E), a pesar de tener una forma similar a los de *T. gasulli*, varían en tamaño y proporción. La cámara posterior del estómago es igual o ligeramente menor a la anterior. El recto adopta, en la cavidad paleal, una marcada forma en U que, en ocasiones, se inclina hacia la región anterior. El ano finaliza próximo al borde del manto.

Tabla 115. Dimensiones (mm) del digestivo anterior. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Ss L (n= 5)	0,45	0,07	0,15	0,53	0,37
Ss W (n= 5)	0,32	0,05	0,15	0,34	0,23
St L (n= 4)	0,59	0,17	0,28	0,77	0,39
St W (n= 4)	0,45	0,09	0,20	0,54	0,33

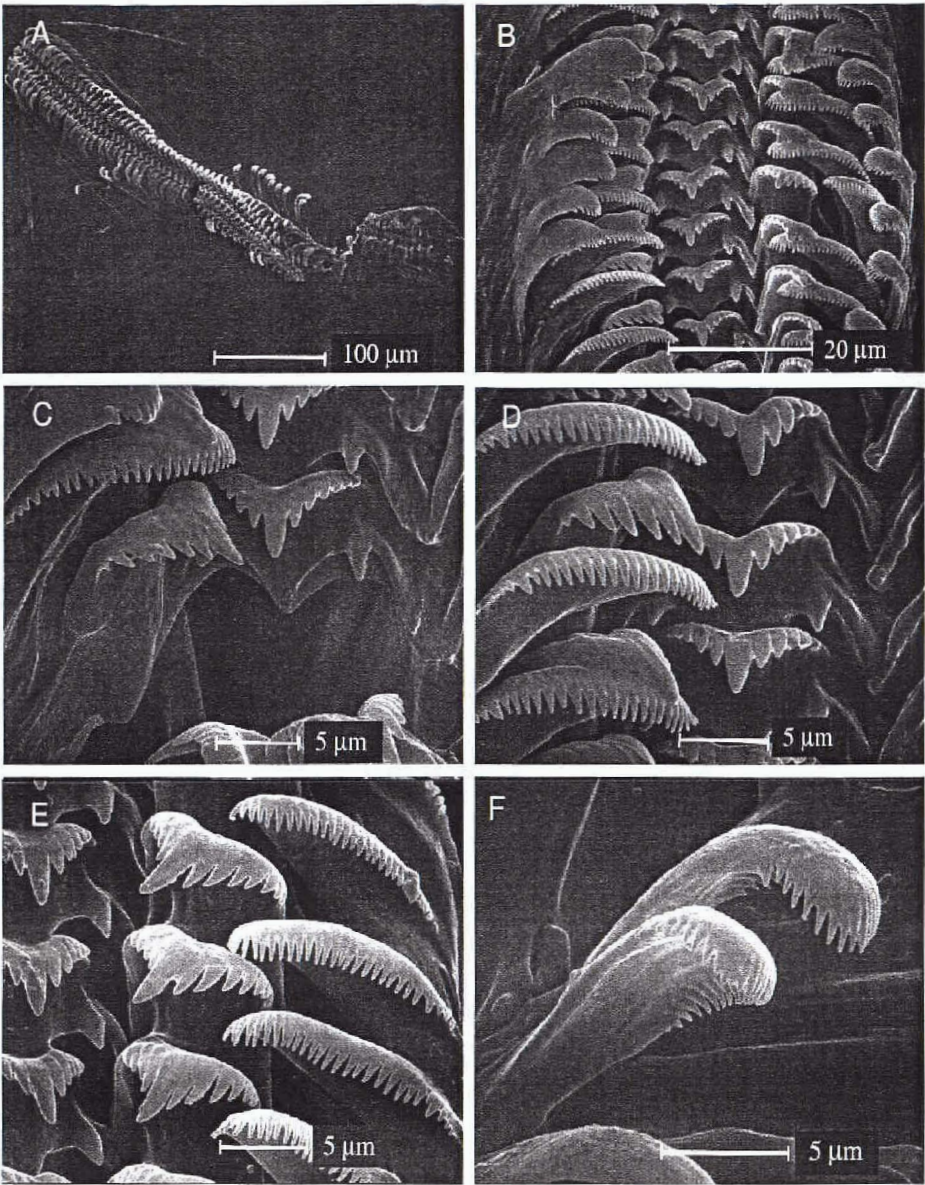


Fig. 83. Rádula de *Tarraconia rolani* de la localidad tipo (La Carroba, Tarragona). **A y B.** Filas transversales de dientes. **C.** Dientes centrales y laterales. **D y E.** Dientes centrales, laterales y marginales internos. **F.** Detalle de los dientes marginales externos.

Tabla 116. Fórmula y dimensiones de la rádula de ejemplares de la localidad tipo

Fórmula diente central	5+C+5/1-1
W diente central	~ 8 µm
Fórmula diente lateral izdo.	6-C-4
Fórmula diente marginal interno	25-28 cúspides
Fórmula diente marginal externo	14 cúspides
L. de la rádula	~ 450 µm
W. de la rádula	~ 50 µm
Nº de filas	~ 53

La rádula (Tabla 116) es típicamente taenioglosa (Figs. 83A-B). El tamaño total de ésta es $0,45 \mu\text{m}$ aproximadamente y tiene un tamaño mediano (0,3%) en relación al valor medio de la dimensión de la concha (Hershler y Ponder, 1998). El diente central de la rádula tiene un margen superior ligeramente excavado (Figs. 83C-D). Su ápice tiene forma de V y presenta una larga cúspide central y otras cinco pequeñas cúspides a cada lado, que decrecen hacia el extremo. En este diente hay una única y vertical cúspide basal. Los dientes laterales son similares a los de *T. gasulli*, con un gran denticulo central y de cuatro a seis denticulos a cada lado, que van disminuyendo de tamaño hacia los extremos (Fig. 83E). Los denticulos del diente marginal interno son mayores que los del externo (Figs. 83E-F).

Sistema genital masculino (Tabla 117). El vaso deferente posterior penetra en la próstata aproximadamente en su zona media. Como es habitual entre las especies de este grupo, la próstata tiene una forma oval y un lumen en forma de U. El vaso anterior deferente surge de su extremo anterior. El pene, inserto en la mitad derecha de

Tabla 117. Dimensiones (mm) de la genitalia masculina. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Pr L (n= 3)	0,70	0,07	0,62	0,74	0,62
Pr W (n= 3)	0,38	0,05	0,14	0,42	0,32
P L (n= 4)	1,61	0,45	0,28	1,91	0,96
P W (n= 4)	0,14	0,03	0,19	0,17	0,12
L. p. L (n= 4)	0,15	0,03	0,22	0,18	0,11
L. p. W (n= 4)	0,20	0,04	0,22	0,23	0,15
Longitud cabeza (n= 4)	0,78	0,17	0,21	1,01	0,63
P L/L cabeza (n= 4)	2,13	0,75	0,35	3,02	1,38

la cabeza, está despigmentado, es cilíndrico, muy largo, delgado y presenta, a media altura, un pequeño lóbulo en su lado cóncavo (Fig. 84C-D). Su punta es afilada. El conducto peneal ondula ligeramente en la base del pene pero discurre recto hasta el final y pegado a su borde convexo.

Sistema genital femenino (Tabla 118). El conjunto de estructuras que forma el sistema genital femenino de esta especie es similar al descrito para *T. gasulli*: bursa copulatrix, oviducto renal engrosado y ausencia de receptáculos seminales (Figs. 84A-B). La bursa copulatrix sobresale del oviducto paleal, es grande —el 50% de la longitud del oviducto paleal—, redondeada y posee un conducto corto. El oviducto renal está despigmentado y forma un lazo muy ancho que se apoya sobre el oviducto paleal. En ocasiones, el oviducto paleal se adelgaza ligeramente en su parte anterior. La cápsula glandular mide, aproximadamente, $1/3$ de la longitud total del oviducto paleal.

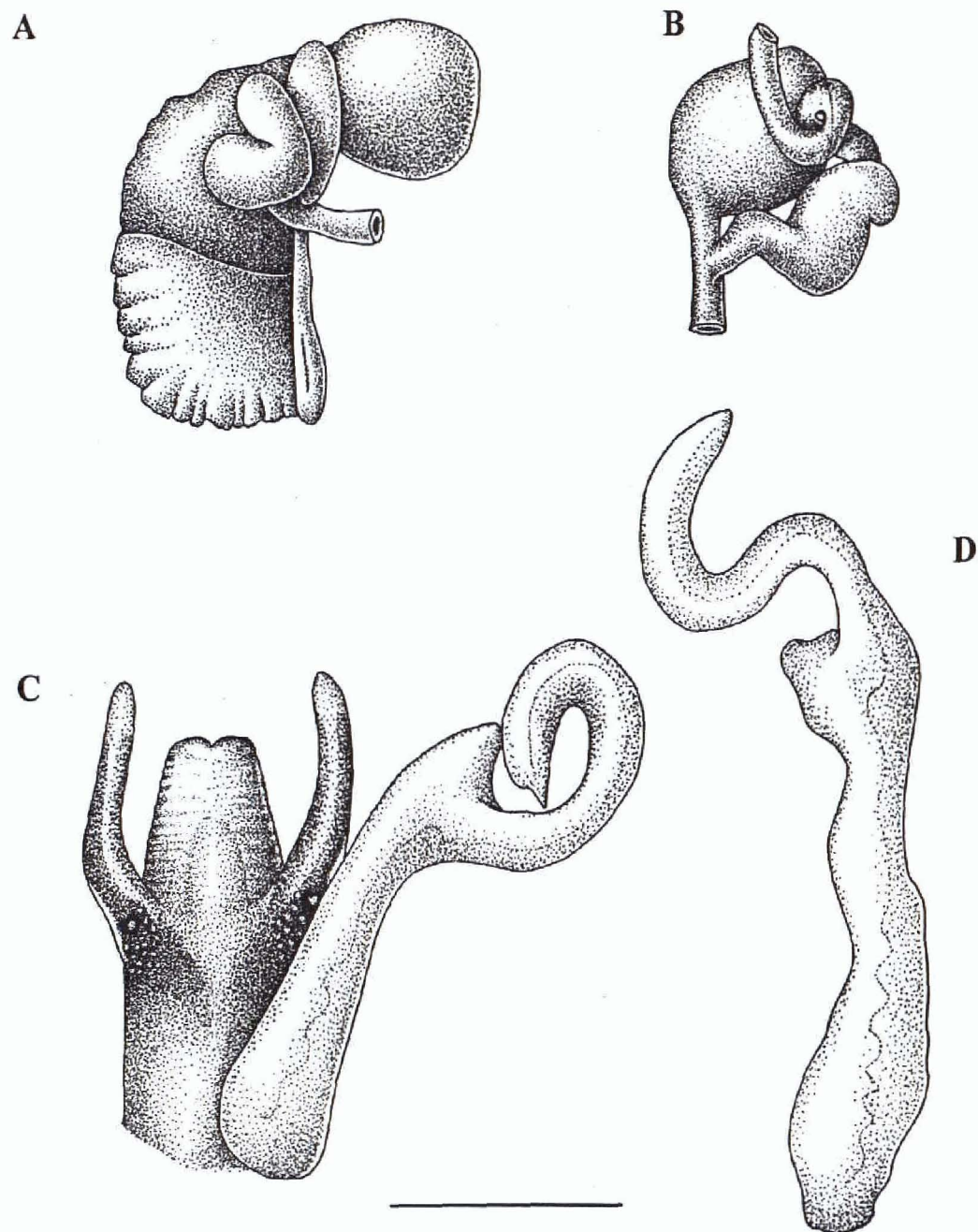


Fig. 84. Sistema genital anterior femenino y masculino de *Tarraconia rolani*. A y B. Genitalia femenina. Nótese el ensanchamiento del oviducto renal. C y D. Cabeza de macho con pene y detalle del pene. Escala: 500 μ m.

Tabla 118. Dimensiones (mm) de la genitalia femenina. Ejemplares procedentes de la localidad tipo.

	Media	S.D.	C.V.	Máx	Mín
Op L (n= 3)	0,66	0,03	0,05	0,69	0,63
Op W (n= 3)	0,44	0,06	0,13	0,48	0,37
G.a. L (n= 2)	0,37	0,02	0,06	0,38	0,35
C.g. L (n= 2)	0,27	0,04	0,14	0,30	0,24
BC L (n= 3)	0,32	0,03	0,08	0,35	0,30
BC W (n= 3)	0,32	0,03	0,09	0,34	0,29
d BC L (n= 3)	0,08	0,04	0,50	0,13	0,04

Cápsulas ovígeras. Al igual que en *T. gasulli*, se han observado ejemplares cuyo ombligo contiene una única cápsula ovígera (Fig. 81I).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN. Esta especie solo se ha encontrado en dos zonas próximas situadas alrededor del Parque Natural del Delta del Ebro (localidad tipo) y en el interior del mismo, en la provincia de Tarragona. En la localidad tipo se encuentra oculta entre las piedras pequeñas en el fondo del canal de irrigación. Sin embargo, en el ullal Baltasar se localiza entre la vegetación acuática situada en las paredes del mismo. En este ullal, al ser muy profundo e inaccesible, se han encontrado muy pocos ejemplares.

FAUNA ACOMPAÑANTE. Se han encontrado especies de los siguientes géneros: *Pisidium* sp., *Melanopsis* sp., *Theodoxus* sp., *Belgrandia* sp., *Ferrisia* sp., *Lymnaea* sp., *Physa acuta*, *Pseudamnicola* sp. y *Potamopyrgus antipodarum*.

VARIABILIDAD INTERESPECÍFICA. *Tarraconia rolani* se diferencia de *T. gasulli* en el siguiente conjunto de caracteres: la forma general de la concha (más ancha que alta); por una variz más fina posterior a la abertura; por la forma menos pronunciada del margen superior del diente central; por la forma redondeada de la bursa copulatriz; por la presencia de un conducto de la bursa más corto; por el tamaño del pene; por la forma del lóbulo peneal; por la forma apuntada de la punta del pene; por la ausencia de pigmentación peneal y por la talla y la forma del sistema digestivo anterior (estómago y saco del estilo). Además, la pigmentación exterior del cuerpo es menos oscura que la de *T. gasulli*.

OBSERVACIONES: Se trata de una especie poco abundante. La inaccesibilidad al ullal Baltasar impide valorar el estado de esta población. Sin embargo, en la localidad tipo, el acceso es fácil pero el número de ejemplares encontrado es muy escaso. Se podría considerar como una especie en peligro de extinción.

VARABILIDAD MORFOLÓGICA Y MORFOMÉTRICA EN TARRACONIA

El análisis multivariante de los caracteres conculológicos (los únicos datos disponibles del material tipo y de las conchas colectadas en la localidad tipo de *T. gasulli*), confirma que los ejemplares vivos procedentes del Manantial La Esperanza, pertenecen realmente a *T. gasulli* (Tabla 119). Las únicas diferencias entre ambas poblaciones consisten en el número de vueltas de espira (NSW) y en la anchura de la antepenúltima vuelta (WAW).

El estudio de la variabilidad interespecífica ha mostrado diferencias significativas entre *T. gasulli* y *T. rolani* en algunas variables conculológicas como la longitud de la concha (SL), su anchura (SW), la longitud de la última vuelta (LBW) y la anchura de la penúltima vuelta (WPW). La altura de la abertura (AH), la anchura de la última vuelta (WBW) y la longitud y anchura de la abertura (AmL, AmW) no son variables adecuadas para discriminar entre ambas especies. En el estudio a nivel poblacional, se observa que el valor medio de la anchura de la penúltima vuelta solo difiere entre las poblaciones de Altura (localidad tipo de *T. gasulli*) y La Carroba (localidad tipo de *T. rolani*). Por otra parte, dos variables, la anchura de la antepenúltima vuelta (WAW) y el número de vueltas de espira (NSW) diferencian a *T. gasulli* de la localidad tipo de las otras dos poblaciones estudiadas.

Tabla 119. Valores-F procedentes del estadístico univariante (Anova) de las variables conculológicas y diferencias interpoblacionales derivadas del test de Scheffé. POB. 1: *T. gasulli* (La Esperanza, Navajas). POB. 2: *T. gasulli* (El Bañador, Altura). POB. 3: *T. rolani* n.sp. (La Carroba). * no significativo; ** $p < 0.05$; *** $p < 0.001$.

	F (2,74)	POB. 1	POB. 2	POB. 3
SL	14,550***	3	3	1,2
SW	16,296***	3	3	1,2
AH	0,583*			
LBW	24,572***	3	3	1,2
WBW	2,639*			
AmL	1,505*			
AmW	2,341*			
WPW	4,597**	3		1
WAW	8,777***	2, 3	1	1
NSW	5, 611**	2, 3	1	1

La diferencia interespecífica de las variables conculológicas abordada mediante el análisis de las funciones discriminantes (DFA) muestra dos funciones altamente significativas (λ de Wilk= 0,102, $F(10,134)= 28,458$, $p < 0,001$). Las variables que intervienen en ambas funciones son las siguientes: LBW, SW, SL, AmW y WAW. Para la primera función, que contiene al 82% de la varianza explicada, los caracteres que

mayor peso tienen son (en orden de mayor a menor importancia): LBW, AmW, SW, WAW y SL. En la segunda función, son (en orden de mayor a menor importancia): LBW, SL, SW, WAW y AmW. Las funciones clasificatorias son:

El Bañador, Altura: $[f_1 = 117.179 + (95.665 \times LBW) + (49.806 \times SW) + (67.485 \times SL) + (185.587 \times AmW) + (39.565 \times WAW)]$.

La Esperanza, Navajas: $[f_2 = -128.328 + (147.123 \times LBW) + (66.343 \times SW) + (104.885 \times SL) + (8165.244 \times AmW) + (6.515 \times WAW)]$.

La Carroba: $[f_3 = -142.381 + (21.809 \times LBW) + (91.157 \times SW) + (77.679 \times SL) + (261.688 \times AmW) + (71.541 \times WAW)]$.

El 79% de la varianza reflejada en el análisis estadístico se debe a variación interpoblacional. En la gráfica de puntos obtenida (Fig. 85) se observan tres grupos de los cuales se solapan los dos correspondientes a las poblaciones estudiadas de *T. gasulli*. La tercera nube de puntos que no solapa, corresponde a *T. rolani*. Del total de los datos se concluye que el 75% de los casos estudiados han sido correctamente asignados a *T. gasulli* (localidad tipo). Este porcentaje se incrementa hasta el 96% para el Manantial La Esperanza (Navajas) y hasta el 92% para *T. rolani* (localidad tipo). Las variables operculares no muestran diferencias significativas entre las tres poblaciones estudiadas y, por tanto, no son útiles a la hora de diferenciar especies.

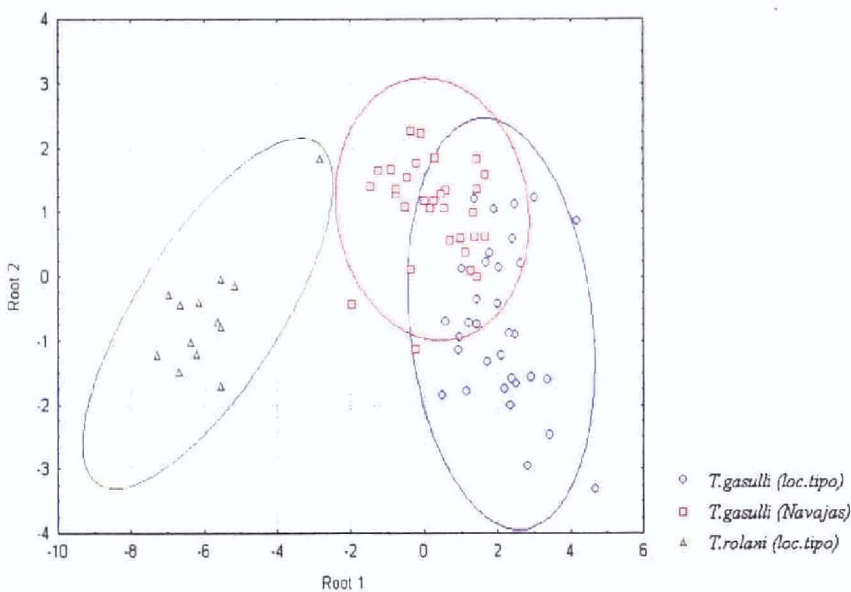


Fig. 85. Representación gráfica del resultado del análisis discriminante de las especies de *Tarraconia* tras el estudio de sus variables conquiológicas. El intervalo de confianza de las elipses es del 95%.

El análisis estadístico de los caracteres anatómicos apoya las diferencias anteriormente señaladas para ambas especies (Tabla 120). En relación con la genitalia femenina, dos son las variables estadísticamente diferentes: la anchura de la bursa copulatriz (BcW) y la longitud del conducto de la bursa (dBc L). En cuanto a la genitalia masculina, las diferencias estadísticas residen en la longitud del pene (PL), significativamente más largo en *T. rolani*. Las diferencias en la anatomía no genital se basan en el tamaño y la forma del estómago, concretamente en la longitud del saco del estilo (Ss L), su anchura (SsW) y la del estómago (St W).

Tabla 120. Valores de la t de variables anatómicas para *Tarraconia gasulli* (La Esperanza, Navajas) y *T. rolani* (La Carroba). * n.s.; ** $p < 0.05$; *** $p < 0.001$, g.l.: grados de libertad.

Variables	valor t	(gl)	Variables	valor t	(gl)	Variables	valor t	(gl)
Os L	1.399*	(8)	Bc L	1.555*	(5)	P L	2.776**	(8)
Os W	0.639*	(8)	Bc W	5.149**	(5)	P W	-0.134*	(8)
Ct L	-0.187*	(8)	dBc L	-3.433**	(5)	Pr L	2.566*	(3)
Ct W	0.438*	(8)	Op L	-1.532*	(4)	Pr W	1.845*	(3)
Ss L	3.101**	(8)	Op W	0.261*	(4)	Lp L	-1.266*	(6)
Ss W	4.447**	(8)	G.a. L	0.512*	(3)	Lp W	-0.935*	(8)
St L	1.962*	(7)	C.g. L	-1.697*	(3)	L cabeza	-0.534*	(7)
St W	2.852**	(7)						

INCERTAE SEDIS

HORATIA Bourguignat, 1887

La primera cita de una especie de este género en la península Ibérica data de 1980, cuando Boeters identifica a *Horatia gatoa* en una cueva en la provincia de Málaga. Años más tarde este mismo autor (Boeters, 1988) renombra (con dudas) como *Horatia* (?) *sturmi* a *Paludina sturmi*, especie cuya localidad tipo está en Granada y que, actualmente, ha sido denominada *Boetersiella sturmi* (Arconada y Ramos, 2000). Al igual que la anterior especie, es muy probable que *H. gatoa* no pertenezca tampoco a este género, tal y como se mencionará posteriormente, lo que conllevaría la completa desaparición de *Horatia* en la Península, aclarando definitivamente esta errónea denominación. De todos modos, debido a que no se ha dispuesto de ejemplares para el estudio detallado de esta especie, se ha preferido mantener esta nominación de manera provisional.

Horatia gatoa Boeters, 1980

Material tipo estudiado: holotipo (concha con opérculo) RMNH 55467 (Figs. 86A-C).

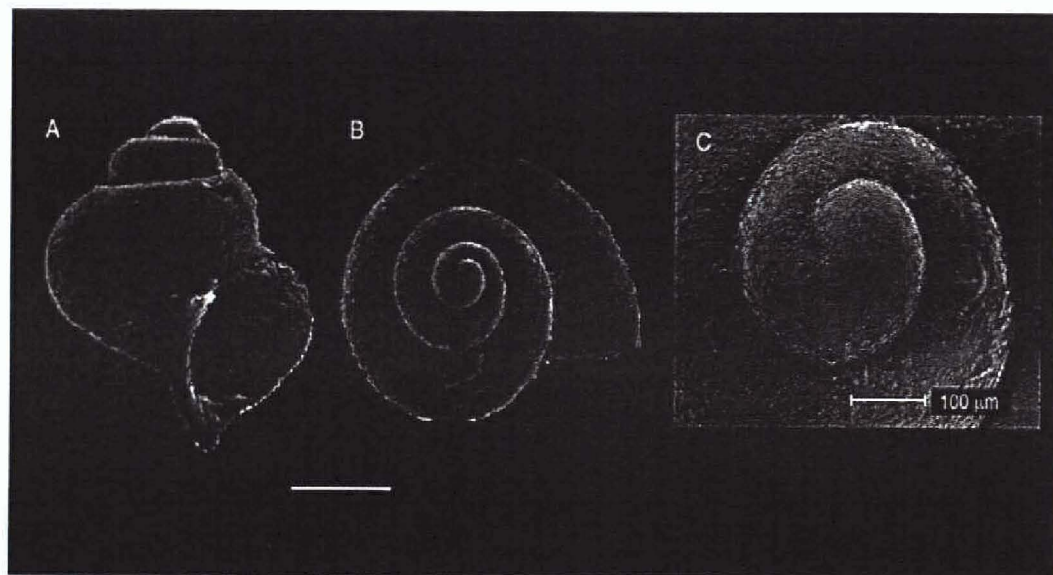


Fig. 86. Holotipo de *Horatia gatoa* (RMNH 55467). A. Concha de frente. B. Vista apical. C. Protoconcha. Escala figuras A y B: 500 µm.

Otro material tipo: paratipos RMNH 55468 (concha juvenil con opérculo), RMNH 9079/1 (juvenil en alcohol), Boeters 948/1 (concha dañada con opérculo y tres preparaciones de genitales pertenecientes a dos machos y a una hembra).

LOCALIDAD TIPO: Cueva Hundidero del Gato, Benaoján, Málaga, UTM: 30SVF003673.

DESCRIPCIÓN ORIGINAL (véase Boeters 1980 y 1988). La descripción original de esta especie fue realizada con tres ejemplares adultos (dos machos y una hembra y dice así: "la concha es plano-esférica a esférica con unas 2,5 a 3 espiras (cálculo según Gittenberg, Backhuys y Ripken, 1970: 16, fig: 4a). La abertura no descende ni asciende en la penúltima vuelta. El borde de la boca es algo circular y la última vuelta es más corta. Altura de la concha: 0,8-1,5 mm. Anchura de la concha: 1,3-1,5 mm. El opérculo es amarillo pálido sin prolongación interna. El intestino forma un pliegue en forma de ω detrás del lazo con la típica forma de Z de los Hydrobiidae. Pene con un apéndice pequeño. El tracto genital femenino está dotado de una bursa copulatrix y un receptáculo seminal, no apreciándose ninguna característica especial" (traducción del original en alemán).

OBSERVACIONES. Según el autor de la especie, *H. gattoa* se diferencia de *Horatia exilis* de Francia en que la concha es menos aplanada y esférica, la última espira aumenta lentamente en visión superior y el pene posee un pequeño apéndice. En el momento de su estudio, todos los demás táxones anatómicamente analizados de hidróbidos valvatoides españoles pertenecían al género *Hauffenia* (*Neohoratia*), y las especies que aún debían ser objeto de estudio eran: *Valvata coronadoi*, V. (*¿Tropidina*) *fezi* y *Amnicola globulus*. *Horatia gattoa* se diferencia de las dos primeras por poseer "una concha poco plana", de la segunda, además, "por una pequeña ampliación de la última espira" y de la tercera "por la concha plana y esférica" (traducción del original en alemán).

Las ilustraciones de la concha (Fig. 87A-D) y los dibujos de la anatomía genital incluidos en la descripción original (Fig. 87E-F) identifican a *H. gattoa* con *Pseudokerkia morenoi*. A pesar de los escasos datos disponibles, son varios los argumentos que apoyan esta hipótesis: a) aunque la concha del holotipo de *H. gattoa* (Figs. 86A, 87B) es muy estilizada, el paratipo representado (Fig. 87C) tiene una talla similar a las conchas de la localidad tipo de *P. morenoi*; b) el rango de variación de los valores de la anchura de la concha que Boeters establece para *H. gattoa* coinciden con los observados en *P. morenoi*; c) el pene posee un pequeño lóbulo situado en su zona media con una forma y tamaño similar al descrito en *P. morenoi*; d) la genitalia femenina presenta el mismo modelo descrito en *Pseudokerkia*, es decir, una bursa copulatrix, un RS1 y una sección engrosada del oviducto renal en donde se alojaría un RS2 interno y, e) la localidad tipo de *H. gattoa* está incluida en el área de distribución de *P. morenoi*.

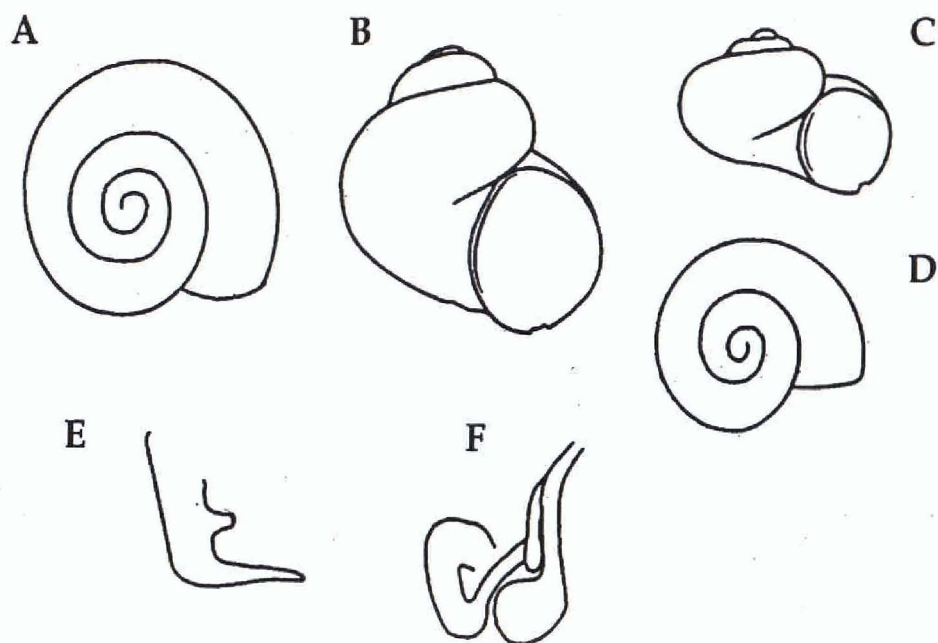


Fig. 87. Ilustraciones de *Horatia gattoa* (tomadas de Boeters, 1988: 63). A y B. Holotipo (RMNH 55467). Anchura: 1,5 mm. C y D. Paratipo (BOE 948). Anchura: 1,2 mm. E. Pene (paratipo BOE 948). F. Genitalia anterior femenina (paratipo BOE 948).

A pesar de que existen serias dudas sobre la identidad de *Horatia gattoa*, se ha preferido mantener la nominación original de esta especie en espera de poder disponer en un futuro de nuevos ejemplares para su estudio. Los datos que se disponen de esta especie descartan su adscripción al género *Arganiella*, tal y como habían sugerido algunos autores (Giusti y Pezzoli, 1981). La única población conocida de esta especie habita en la Cueva del Gato, una cueva con agua subterránea de difícil acceso.

**V — ANÁLISIS MOLECULAR
FILOGENIA**

INTRODUCCIÓN

En la historia reciente de la zoología se ha asistido al auge en el empleo de un gran número de técnicas moleculares para la solución de problemas de índole variada. Una reflexión detallada es la ofrecida por Hillis *et al.* (1996), en la cual se alude a múltiples fenómenos, como la heterocigosidad, la hibridación, la filogenia, etc. proponiendo distintas metodologías para abordarlos. Existen varias aproximaciones que permiten realizar inferencias filogenéticas como son las derivadas del estudio de proteínas (electroforesis de proteínas, inmunología), de cromosomas (citogenética) y de ácidos nucleicos (hibridación ADN-ADN, la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), el análisis del polimorfismo de los fragmentos de restricción o RFLPs, la clonación, el estudio de secuencias repetidas en tándem como los microsatélites, etc.).

Antecedentes en el filo Mollusca

El filo Mollusca es uno de los mayores en cuanto a número de especies, a pesar de lo cual, no existe mucha información acerca de la estructura y la composición de su genoma. Aparentemente, posee una gran variación en cuanto a la talla y la ordenación de sus genes, de forma que se ha llegado incluso a sugerir que su origen podría no ser monofilético (Lecanidou *et al.*, 1994).

Son muchos los trabajos que han empleado técnicas moleculares en el establecimiento de filogenias, en estudios de genética de poblaciones (la mayoría), etc. Así, existe un importante número de estudios publicados utilizando marcadores aloenzimáticos (Janson y Ward, 1984; Johnson *et al.*, 1986; Ward, 1990; Backeljau y Warmoes, 1992; Oliverio *et al.*, 1992; Haase, 1993b; Johannesson *et al.*, 1993; Rolán-Álvarez *et al.*, 1995), en otros se emplean microsatélites (Jarne *et al.*, 1994; Naciri *et al.*, 1995; Shaw, 1997; Winnepeenninckx *et al.*, 1993b), polimorfismos en enzimas de restricción (RFLPs) (Gjetvaj *et al.*, 1992; Boom *et al.*, 1994; Small *et al.*, 1997) y también RAPDs (De Wolf, 1997). Además, se han secuenciado distintos genes del ADNmt y nuclear como el 18SrARN (Winnepeenninckx *et al.*, 1992; Kenchington *et al.*, 1994; Adamkewicz *et al.*, 1997; Barges *et al.*, 1997), el 12SrARN (Rumbak *et al.*, 1994; Reid *et al.*, 1996), el 16SARNr (Banks *et al.*, 1993; Lecanidou *et al.*, 1994; Foighil *et al.*, 1995; Canapa *et al.*, 1996; Lydeard *et al.*, 1996; Reid *et al.*, 1996; Elpidio *et al.*, 1997; Remigio *et al.*, 1997; Small *et al.*, 1997; Stepien *et al.*, 1999), el 28SARNr (Rosenberg *et al.*, 1997), el COI y COIII (Folmer *et al.*, 1994; Lecanidou *et al.*, 1994; Stewart *et al.*, 1995; Hoeh *et al.*, 1996a; Kojima *et al.*, 1997; Davis *et al.*, 1998), el COII (Lecanidou *et al.*, 1994), la ATPasa8 (Lecanidou *et al.*, 1994), la ND6 (Lecanidou *et al.*, 1994) y el Cit-b (Reid *et al.*, 1996; Spolsky *et al.*, 1996).

A pesar de la gran diversidad de especies y su amplia extensión geográfica, existen muy pocos trabajos de la familia Hydrobiidae. En la mayoría de ellos se han empleado marcadores aloenzimáticos (Davis *et al.*, 1988; Davis y McKee, 1989; Ponder

et al., 1991; Haase, 1993b; Ponder *et al.*, 1994; Ponder *et al.*, 1995; Ponder *et al.*, 1996), y, en un solo caso se ha estudiado un gen mitocondrial, el COI (Davis *et al.*, 1998).

Objetivos

La metodología molecular aplicada al estudio de la sistemática de los hidróbidos de la península Ibérica es un elemento clave para contrastar las hipótesis obtenidas a través del empleo de la sistemática morfológica tradicional. El uso de técnicas moleculares es decisivo para el estudio de estas especies, cuando existen muy pocos estados de carácter que permitan diferenciar táxones y para revelar la diversidad genética que se oculta bajo un conjunto de caracteres morfológicos probablemente convergentes. Los objetivos que se han intentado abordar por medio de este estudio y que han sido ya apuntados en el apartado general de hipótesis y objetivos, son los siguientes:

- a) Identificar un marcador molecular que permita el estudio de la variabilidad y la diferenciación genética entre poblaciones y especies.
- b) Comprobar si la variabilidad morfológica o fenotípica del conjunto de las poblaciones estudiadas se corresponde con una similar variabilidad genética.
- c) Proponer una clasificación sistemática de un conjunto importante de especies de hidróbidos peninsulares, la mayoría de los cuales no habían sido descritos previamente.
- d) Establecer la identificación definitiva de los géneros *Neohoratia* e *Islamia* a través del estudio comparado de la secuencia genética de varias especies representativas de estos géneros. De esta manera, se pretende demostrar definitivamente la errónea denominación de *Neohoratia* en la península Ibérica en favor de *Islamia*. Esto supondría la primera cita en España y la ampliación de su área de distribución en Europa.
- e) Verificar la existencia de una estrecha relación entre la fauna ibérica y la del resto de Europa. Los resultados obtenidos del empleo de la sistemática molecular en los hidróbidos permitirá postular hipótesis biogeográficas y ampliar el área de distribución de algunos géneros europeos.
- f) Dado que una parte importante de la información necesaria en los estudios malacológicos procede de material de colecciones, el desarrollo de marcadores idóneos permite abrir nuevas líneas de investigación en áreas como la taxonomía, la filogenia y la biogeografía, así como establecer nuevos criterios en disciplinas estrechamente ligadas con ellas, tales como la gestión y la conservación de espacios naturales de interés faunístico.

De entre todas las técnicas al uso y, debido a las características del material disponible (diminuto tamaño, fijación del material de colecciones, escaso número de ejemplares), se ha optado por el estudio de un fragmento de un gen del ADN mitocondrial a través de su secuenciación directa por medio de la técnica de la PCR. A continuación se realiza una breve introducción de las características del genoma mitocondrial justificando su empleo en los análisis filogenéticos y de las cualidades del gen ribosomal que, finalmente, ha sido estudiado.

El genoma mitocondrial

La secuenciación del ADN es una de las técnicas más empleadas en la reconstrucción filogenética, dado que el conjunto de nucleótidos presentes en cada organismo constituye una fuente ingente de información. El ADN en las células eucariotas puede ser de origen nuclear o mitocondrial. En el análisis filogenético es más frecuente el estudio del ADN mitocondrial (ADNmt) porque, entre otras razones, es de menor tamaño que el nuclear y además evoluciona más rápidamente (en especial en cuanto a sustituciones en sus bases y no tanto en adiciones/deleciones). Se trata de una doble cadena, circular, salvo en el caso de *Hydra* spp., un hidrozoo en el que se ha descrito un ADNmt linear (Warrior y Gall, 1985; Bridge *et al.*, 1992). El ADNmt posee un tamaño relativamente constante en todas las especies animales estudiadas, de aproximadamente 16.000 pares de bases (pb). Han sido observadas variaciones importantes en la longitud del genoma en diferentes organismos como por ejemplo algunos moluscos bivalvos, con tamaños que oscilan entre 16,2 y 42 kilobases (kb) (Snyder *et al.*, 1987; La Roche *et al.*, 1990; Gjetvaj *et al.*, 1992). No obstante, no parece existir correlación entre estas diferencias de talla y la filogenia de estos organismos. Esta variabilidad puede ser debida bien a la existencia de inserciones y deleciones de gran tamaño (Moritz y Brown, 1987) o bien a la presencia de secuencias repetidas en tandem, situadas tanto dentro o cerca de la región control como dispersas por el genoma mitocondrial (La Roche *et al.*, 1990; Gjetvaj *et al.*, 1992).

Los genes mitocondriales son, generalmente, de herencia exclusivamente materna, están presentes en una sola copia y no recombinan. Un caso excepcional ha sido descrito en dos familias de bivalvos, Mytilidae y Unionidae, las cuales poseen una "doble herencia uniparental" (DUI), es decir, su genoma mitocondrial se puede transmitir por la habitual línea materna o la paterna (Zouros *et al.*, 1992; Liu *et al.*, 1996; Hoeh *et al.*, 1996b y 1997; Hsiu *et al.*, 1996). De acuerdo con algunos autores (Hoeh *et al.*, 1996), este singular fenómeno es la causa de las altas tasas de evolución encontradas en *Mytilus*. También en ratones (Gyllenstein *et al.*, 1991) y en algunos híbridos de *Drosophila* (Satta *et al.*, 1988) se han descrito niveles bajos de transmisión de ADN de origen paterno.

Otras características del ADNmt son las siguientes: carece de intrones, posee numerosas copias (debido a lo cual es fácil de aislar), presenta un gran polimorfismo

de secuencias entre individuos coespecíficos y, por último, es una molécula mosaico (Zhang y Hewitt, 1996), ya que posee regiones muy conservadas (lo que facilita el diseño de cebadores) y otras que evolucionan más deprisa. Esta cualidad nos permite estudiar las relaciones filogenéticas entre grupos situados en diferentes niveles taxonómicos.

Esta molécula también presenta algunos "inconvenientes". Los más importantes son: la heteroplasma (o heterogeneidad intraindividual) en relación a la longitud total del genoma mitocondrial y a su secuencia, la ausencia de neutralidad, la fijación más rápida del haplotipo mitocondrial respecto a los alelos nucleares y, finalmente, la intromisión ocasional de secuencias de origen mitocondrial en el ADN nuclear, lo que produce contaminaciones durante los procesos de amplificación por el método de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Este último fenómeno, documentado en varios grupos tanto de vertebrados (Smith *et al.*, 1992; Collura y Stewart, 1995) como de invertebrados (Gellisen *et al.*, 1983; Jacobs *et al.*, 1983, etc.), puede ocasionar errores en la interpretación de los resultados (Zhang y Hewitt, 1996).

El ADN mitocondrial codifica para tres subunidades de la citocromo c oxidasa (COI, COII, COIII), siete subunidades de la NADH deshidrogenasa (ND1, -2, -3, -4, -4L, -5 y -6), el citocromo b (cit b), las subunidades 6 y 8 del componente Fo de la ATP sintetasa (ATPasa 6 y 8), y también sintetiza 22 ARNs transferentes (ARNt) y 2 ARN ribosomales (ARNr) (12S y 16S) implicados en la traducción de los mensajeros expresados en el genoma mitocondrial. Además, hay una serie de productos génicos necesarios para el funcionamiento bioquímico de la mitocondria (ADN y ARN polimerasas, aminoacil ARNt sintetisas, proteínas ribosomales y enzimas de la matriz, de las membranas mitocondriales y del espacio intermembranal) que se importan desde el citosol (Tzagoloff y Myers, 1986; Hartl y Neupert, 1990) y que son sintetizadas por el ADN nuclear. Por último, el ADNmt consta de una región no codificante, la cual contiene el origen de replicación del ADN mitocondrial y el de la transcripción del ARN (Meyer, 1993).

La organización del genoma mitocondrial es relativamente constante dentro de cada filo de metazoos. Sin embargo, también se han descrito algunas variaciones dentro de determinados filos (Himeno *et al.*, 1987; Smith *et al.*, 1989; etc.), especialmente en moluscos, en los que se han encontrado importantes diferencias tanto en su organización genómica como en su secuencia génica (Boore y Brown, 1994; Lecanidou *et al.*, 1994). Ejemplos de ello son el bivalvo *Mytilus edulis* (carece de la ATPasa8 y posee un ARNt extra —Hoffmann *et al.*, 1992—) y el poliplacóforo *Katharina tunicata* (posee dos ARNt extra que pueden o no ser funcionales —Boore y Brown, 1994—).

Las dos cadenas o hebras que componen el ADN mitocondrial se denominan ligera ("light o L-strand") y pesada ("heavy o H-strand"). Su diferencia reside en el número de nucleótidos de guanina y timina que contienen. Salvo contadas excepciones, todos los genes del genoma mitocondrial en vertebrados están codificados

por la hebra pesada, y tan sólo la ND6 y ocho ARNt están codificados por la cadena ligera. Sin embargo, en los invertebrados este sesgo no es tan pronunciado y, por ejemplo, mientras que el número de bases codificantes en la cadena ligera es menor del 10% en vertebrados, puede ser alrededor del 50% en el caso de *Drosophila*.

Como se ha apuntado, el código genético mitocondrial raramente contiene duplicaciones o secuencias no codificantes. Los genes mitocondriales que codifican proteínas no contienen intrones y están, generalmente, separados entre sí por menos de 10 pb. De hecho, dos genes pueden encontrarse a continuación uno del otro sin espacios intergénicos e, incluso, pueden solaparse en unos cuantos pares de bases. Los ARNt y los genes codificantes de proteínas pueden solaparse considerablemente (Anderson *et al.*, 1982; Clary *et al.*, 1985; Roe *et al.*, 1985; Johansen, 1990, etc.). Es probable que este alto grado de compactación del ADN mitocondrial sea, en parte, la causa de la estabilidad en el orden de los genes de los vertebrados, dado que la ausencia de intrones y de grandes espacios intergénicos confieren a este genoma menos posibilidades de mutar (Meyer, 1993). Las regiones no codificantes del genoma mitocondrial de un vertebrado, fuera de la región control, son algo inferiores a 100 pb (Anderson *et al.*, 1981; Bibb *et al.*, 1981; Anderson *et al.*, 1982, etc.), mientras que en *Mytilus edulis* se han observado cinco regiones de ADN no codificante, cuatro de ellas con 79-119 pb y la quinta con más de 1,2 kb (Hoffmann *et al.*, 1992).

La replicación del ADN mitocondrial es continua, asimétrica y unidireccional, por lo que requiere menor número de enzimas que la del ADN nuclear. De hecho, sólo se conoce una ADN polimerasa en la mitocondria, a diferencia de las tres que se encuentran en el ADN nuclear (Clayton, 1991). La transcripción de la hebra pesada del genoma mitocondrial se inicia en un promotor de la región control y también cerca del ARNt-phe. Sin embargo, el inicio de este proceso en la hebra ligera se produce en un único lugar de la región control. El proceso de elongación produce ARNs policistrónicos que se procesan a ARNt, ARNr y ARNm.

Se ha considerado que, en general, la velocidad de evolución del ADN mitocondrial es muy superior a la del nuclear (entre 5 y 10 veces mayor) (Brown *et al.*, 1982), dado que la susceptibilidad de mutar es más elevada. Se pueden aducir varios motivos para explicar este fenómeno: a) la polimerasa del ADN mitocondrial carecería de capacidad correctora; b) el genoma mitocondrial carecería de enzimas reparadoras (descrito en algunos roedores por Clayton *et al.*, 1974); c) la mitocondria carecería de un sistema eficiente para la eliminación de dímeros de pirimidina; d) como el ADNmt no codifica para proteínas relacionadas con la transcripción, la traducción y la replicación, puede permitir un cierto grado de imprecisiones (Meyer, 1993). Conviene matizar que el segundo argumento esgrimido podría no ser cierto, ya que en el ADNmt de otros mamíferos se han identificado dos enzimas con capacidad reparadora (Tomkinson *et al.*, 1988 y 1990).

Las sustituciones constituyen el fenómeno más frecuente de los tres que producen cambios en el genoma: sustituciones, adiciones y deleciones. Los dos últimos son más frecuentes en las regiones control y en los espacios intergénicos del ADN nuclear. Su frecuencia es menor en los ARNt y ARNr y raramente se dan en genes codificantes (Irwin *et al.*, 1991). Las tasas de transición (sustitución de una purina por otra y de una pirimidina por otra) del ADNmt son muy superiores a las de transversión (sustitución de una purina por una pirimidina y viceversa) (Greenberg *et al.*, 1983; Wolstenholme y Clary, 1985).

En relación a los invertebrados, se han secuenciado por completo varios genomas mitocondriales, en cuatro artrópodos: *Apis mellifera* (Crozier y Crozier, 1993), *Drosophila yakuba* (Clary *et al.*, 1985), *Anopheles quadrimaculatus* (Mitchell *et al.*, 1993) y *Artemia franciscana* (Valverde, 1993); tres equinodermos: *Paracentrotus lividus* (Cantatore *et al.*, 1989), *Strongylocentrotus purpuratus* (Jacobs *et al.*, 1988) y *Asterina pectinifera* (Asakawa *et al.*, 1991); tres nematodos: *Ascaris suum*, *Caenorhabditis elegans* (Okimoto *et al.*, 1992) y *Meloidogyne javanica* (Okimoto *et al.*, 1991); el oligoqueto *Lumbricus terrestris* (Boore y Wesley, 1995); y cuatro moluscos: *Albinaria coerulea* (Hatzoglou *et al.*, 1995), *Cepaea nemoralis* (Terret *et al.*, 1996), *Pupa strigosa* (Kurabayashi *et al.*, 2000) y *Katharina tunicata* (Boore *et al.*, 1994).

Genes ARN ribosomales

Con el fin de cumplir con los objetivos señalados al principio de este capítulo, se ha estudiado un gen ribosomal que codifica para la subunidad mayor del ribosoma mitocondrial. Los genes ribosomales, que se localizan en el núcleo y las mitocondrias celulares, codifican para el ARNr, el cual posee una estructura secundaria que, junto a las proteínas, forma unos orgánulos denominados ribosomas. Al contrario que los genes que codifican proteínas, los genes ribosomales no presentan el fenómeno de la redundancia. De esta manera, cada mutación puede, potencialmente, producir graves cambios en la configuración de esta estructura secundaria que afectarían directamente a la formación de las proteínas mitocondriales. Por tanto, los genes ribosomales evolucionan más lentamente que los demás y su estructura secundaria está muy conservada evolutivamente (han sido descritos varios modelos: Glotz *et al.*, 1981; Dunon *et al.*, 1986; Hixon y Brown, 1986).

En el genoma mitocondrial de eucariotas existe una subunidad menor, denominada 12S, y otra mayor, la 16S; en el nuclear, éstas se denominan 18S, 28S y el 5,8S. Los genes ribosomales mitocondriales evolucionan alrededor de 100 veces más rápido que los ribosomales presentes en el núcleo celular (Dawid, 1972). Tal y como se ha mencionado, los índices de transición en estos genes son también mayores que los de transversión. Las inserciones y deleciones son generalmente escasas, se han cita-

do casos de 1 a 5 pb (Meyer, 1993). El gen 16S es el más variable de los dos presentes en la mitocondria.

Varios estudios prueban la eficacia de la secuenciación de la subunidad grande del ARN ribosomal en el estudio de las relaciones evolutivas en los distintos filos (Guadet *et al.*, 1989; Larson y Wilson, 1989; Qu *et al.*, 1989; Hillis y Dixon, 1991). Esta molécula posee unas regiones que evolucionan rápidamente y otras que están muy conservadas. Estas últimas proporcionan información filogenética cuando se estudian niveles taxonómicos superiores: familias, órdenes, etc. (Emberton *et al.*, 1990). El tamaño de la subunidad grande puede variar entre 1.275 nucleótidos en *Katharina tunicata* (Boore *et al.*, 1994), 1.079 en *Albinaria* (Lecanidou *et al.*, 1994), 1.326 en *Drosophila* (Clary *et al.*, 1985), 1.640 en *Xenopus* (Roe *et al.*, 1985), 1.525 en equinodermos (Jacobs *et al.*, 1988; Cantatore *et al.*, 1989), 1.570 en mamíferos (Bibbs *et al.*, 1981) y 1.245 en *Mytilus* (Hoffman *et al.*, 1992). Por otro lado, también los ARNr son interesantes como marcadores para la determinación específica (Bargues y Mas-Coma, 1997). Existe una cierta controversia acerca de la identificación de la región del ARNr que proporciona datos filogenéticamente útiles. Algunos autores se inclinan por estudiar solamente aquellas zonas de la cadena nucleotídica que presentan secuencias complementarias en las dos hebras en su estructura secundaria (Smith, 1994), otros, argumentan que no son éstas sino las que forman lazos abiertos de fragmentos no complementarios (Wheeler y Honeycutt, 1988) y, un último grupo no encuentra diferencias entre ambas (Vawter *et al.*, 1993). Esta decisión es importante ya que puede producir hipótesis filogenéticas muy dispares.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio molecular del ADN mitocondrial realizado con el grupo de especies objeto de este estudio se ha llevado a cabo en dos fases. La primera se desarrolló en el Service de Systématique Moléculaire, Museum National d'Histoire Naturelle de Paris y consistió en el aprendizaje y la puesta a punto de las técnicas necesarias para la extracción y la amplificación de la región del gen 16SARNr del ADN mitocondrial. La segunda se realizó en los laboratorios del MNCN de Madrid y consistió en aplicar los conocimientos y las técnicas previamente aprendidos al material disponible en las colecciones de dicho museo y a otro de reciente recolección.

Se ha analizado el mayor número de poblaciones posible de cada una de las especies. Una pequeña parte del material utilizado procede de ejemplares fijados en etanol al 70% y otra, mayoritaria, de individuos congelados directamente, bien en nitrógeno líquido o bien en un congelador a una temperatura de -76°C. Estos últimos ejemplares fueron recogidos principalmente a lo largo de la primavera de 1998. Las muestras fueron tratadas individualmente y en ningún caso se secuenció material

genético procedente de varios ejemplares juntos, con el fin de eludir la pérdida de información debida a la variabilidad intrapoblacional.

La técnica molecular para el estudio del ADN mitocondrial seguida en este trabajo comprende tres fases consecutivas: la extracción, la amplificación y la secuenciación de un fragmento del gen 16SARNr mitocondrial. La calidad de la conservación del ADN no ha sido la misma en todas las especies estudiadas, debido a las diferentes condiciones de fijación del material, tal y como se mencionó anteriormente. Antes de iniciar la primera de las fases, se creyó conveniente eliminar las conchas y los opérculos con EDTA para evitar así posibles contaminaciones con hongos, bacterias u otros microorganismos adheridos a los mismos. Sin embargo, tras varios ensayos con ejemplares a los que no se les había extraído ninguno de estos dos elementos, llegamos a la conclusión de que este procedimiento era innecesario, pues en ningún caso se obtuvieron amplificaciones de ADN "extraño".

Extracción del ADN mitocondrial. Protocolo

Debido al pequeño tamaño de los ejemplares estudiados, resulta imposible seleccionar un tejido concreto del ejemplar para utilizar en la extracción y, por tanto, empleamos al individuo completo (a pesar del riesgo que conlleva la contaminación de microorganismos por vía entérica). En el laboratorio los ejemplares utilizados para extracción que estaban conservados en etanol, son hidratados previamente en agua estéril y manejados con pinzas esterilizadas en ácido clorhídrico.

Utilizamos el protocolo de extracción de ADN total descrito por Winnepennick *et al.* (1993a). El ejemplar completo con un peso (sin concha) aproximado de 0,002 g se introduce en un tubo eppendorf que contiene 400 μ l de tampón CTAB (bromidio de hexadeciltrimetilamonio) al 0,2%. La composición de dicho tampón es la siguiente: CTAB 2% w/v + NaCl 1,4 M + β -mercapto-etanol 0,2% + EDTA 20mM + Tris ClH 100mM pH 8+ Proteinasa K 0,1 mg/ml.

Aunque la mayoría de los ejemplares fueron homogeneizados, en las especies más diminutas no hubo necesidad de hacerlo, disminuyéndose así las posibilidades de contaminación. Una vez realizado este primer paso, se dejan las muestras en reposo (entre 12 y 24 horas) a una temperatura constante de 60°C. En la mayoría de los casos se añaden alrededor de 10 μ l de proteinasa K para facilitar la rotura tisular. Pasado el tiempo señalado, se añaden 400 μ l de cloroformo isoamílico (24:1) (CIA) el cual se mezcla con el tampón anterior durante 2' aproximadamente. Se centrifuga después durante 10' a 15.000 g y 4°C y se recupera la fase acuosa utilizando siempre puntas con filtro para evitar la contaminación de las muestras. Se añaden 2/3 del volumen anterior (aproximadamente 250 μ l) de isopropanol y se deja precipitar el ADN durante una noche a -20°C. A la mañana siguiente se centrifuga durante 10' a 15000g y 4°C, se elimina el líquido y se le añaden 400 μ l de etanol al 76% enfriado a -20°C.

Se centrifuga nuevamente durante 10' a 15000g y 4°C, se vierte completamente el líquido contenido en el eppendorf y se deja secar el tubo en cuyas paredes ha quedado adherido el ADN. Una vez completamente seco, el ADN se diluye en 30 µl de agua destilada y estéril y se pone en un baño caliente durante el tiempo necesario para que se diluya homogéneamente en el agua. Las muestras se guardan a -20°C hasta su posterior utilización.

Se ensayó también otro protocolo de extracción más rápido y que se sirve de una resina sintética llamada Chelex. Este método consiste en añadir a la muestra una cantidad determinada de Chelex, diluir en agua destilada e incubar con agitación, durante aproximadamente 12 horas a 65°C. Pasado ese tiempo, se incuba durante 10' a 100°C, se centrifuga y se extrae el sobrenadante con el ADN que se amplificará. Sin embargo, este sencillo método no dio ningún resultado positivo.

Amplificación del ADN mitocondrial. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR)

La secuenciación directa utilizando el método de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) ha supuesto un gran avance en el ámbito de la biología molecular (Saiki *et al.*, 1985; Mullis *et al.*, 1986). Una de sus mayores ventajas reside en la síntesis de cebadores universales que permiten secuenciar regiones génicas de especies de las que se carece de información previa. Una segunda consiste en que sólo son necesarias cantidades traza de material biológico para poder secuenciar el/los gen/es objeto del estudio, lo que permite trabajar con fragmentos diminutos, material en mal estado de conservación, ejemplares procedentes de colecciones (Kocher *et al.*, 1989) o, incluso, con muestras fósiles (Pääbo, 1990). Además, la técnica es rápida, directa y no requiere de un equipamiento complejo. Dado que es profusamente conocida y utilizada, sólo se realizará una breve descripción de los principios en los que se fundamenta y de las etapas que comprende.

Principios generales. Esta técnica se basa principalmente en el funcionamiento de la enzima polimerasa de ADN, la cual reconoce una hebra de ADN (parcialmente abierta), se adhiere a ella y, utilizando la energía presente en el enlace triple fosfato, cataliza la reacción que permite añadir nucleótidos y formar una nueva cadena de ADN. Este proceso es unidireccional, de forma que comienza la síntesis de ADN cerca del extremo 3' de la doble cadena y siempre en dirección 5' → 3'. El avance definitivo de esta técnica se relaciona con el descubrimiento de una polimerasa termo-estable procedente de una bacteria de fuentes termales, *Thermus aquaticus* ("Taq"), que permanece activa a altas temperaturas, como la de desnaturalización del ADN (94°C). Actualmente, existen otras polimerasas sintéticas con propiedades similares.

Los elementos que se requieren en cualquier reacción de PCR son los siguientes: enzima polimerasa, un tampón apropiado, una mezcla de nucleótidos (adenina+timina+citosina+guanina), ADN diana, cebadores y cofactores, como el magnesio. Un ciclo comprende estas tres fases: a) desnaturalización, b) ligamiento y c) elongación. En cada una de ellas hay diversas variables que condicionan el resultado del proceso. Algunas de las principales son: la temperatura de ligamiento del cebador, la duración del proceso, la elección de la secuencia nucleotídica del cebador y las proporciones de los distintos elementos. En cada ciclo se duplica el porcentaje de fragmentos de ADN amplificados. A continuación, se describen brevemente cada una de estas tres fases (Palumbi, 1996):

- a) Desnaturalización. Permite obtener, a partir de la desnaturalización de ADN de doble hélice, hebras sencillas en las cuales la polimerasa se unirá a una región corta de nucleótidos para dirigir la síntesis específica de un segmento complementario de ADN. La elevada temperatura empleada, que normalmente se sitúa en torno a los 94°C, permite parar todas las reacciones enzimáticas y, además, separar la doble hélice de ADN en dos hélices sencillas. La polimerasa permanece activa a las altas temperaturas, si bien, con el tiempo, pierde capacidad enzimática.
- b) Ligamiento. En esta fase es fundamental la elección de este par de fragmentos de oligonucleótidos denominados cebadores, cuya misión consiste en unirse próximos (la distancia entre ambos varía en un rango de cientos de pares de bases), pero en diferentes cadenas de la doble hélice de ADN y orientados de forma que copien la secuencia de ADN que queda entre ambos. La temperatura desciende para permitir la unión del cebador a la hebra sencilla de ADN. Esta fase es muy importante, por ello es necesario elegir el cebador adecuado, complementario al fragmento de nucleótidos específico de la hebra sencilla de ADN, así como escoger la temperatura idónea para realizar esta operación. Un cálculo aproximado de esta temperatura se realiza a partir del porcentaje de uniones G-C y A-T del cebador. Así, la primera unión posee más puentes de hidrógeno que la segunda y requiere, por tanto, mayor temperatura para su separación.
- c) Elongación. La Taq polimerasa sintetiza un nuevo fragmento de ADN a una temperatura aproximada de 72°C. A medida que la temperatura asciende desde la utilizada en el proceso de ligamiento, la polimerización comienza despacio añadiendo unas cuantas bases al cebador. De esta manera se incrementa la estabilidad del complejo cebador-hebra de ADN. Una vez que se alcanza la temperatura idónea, el cebador queda ya formando parte de la hebra complementaria de ADN recién originada.

Protocolo de amplificación del ADN mitocondrial. Los cebadores utilizados para amplificar la región 16SARNr deseada han sido los diseñados por Kocher *et al.*

(1989). Han sido utilizados previamente en el estudio de diversos organismos invertebrados, como insectos, corales, crustáceos y erizos de mar, así como en vertebrados (Simon *et al.*, 1994). El 16Sar-L, también llamado LR-N-13398, es un cebador de 22 pb complementario de una región genómica común entre un gran número de organismos (Palumbi *et al.*, 1996). En nuestro caso solo empleamos 20pb con la siguiente secuencia: 5'-CGM-CTG-TTT-AWC-AAA-AAC-AT-3'. El 16Sbr-H, también llamado LR-J-12887, es un cebador de 20pb. La secuencia de este cebador es la siguiente: 5'-CCG-GTC-TGA-ACT-CAG-ATC-A-3'. Ambos cebadores amplifican una región con un tamaño aproximado de 510 pb (Palumbi *et al.*, 1991).

La secuencia total del proceso de amplificación es la siguiente: 94°C (temperatura de desnaturalización) durante 4', 50°C (temperatura de ligamiento) durante 2'; 72° C (temperatura de elongación) durante 2'; 33 ciclos de 93°C durante 45''+ 50°C durante 45''+ 72° C durante 45''; 72°C durante 10'. Se esteriliza previamente la zona de trabajo y el material a utilizar con radiación ultravioleta durante 20'.

Debido a las particularidades evolutivas del ADN nuclear y mitocondrial, se ensayaron inicialmente varios cebadores nucleares y mitocondriales con el fin de comprobar las posibles contradicciones o incongruencias entre las filogenias resultantes de ambas. De entre todas las regiones nucleares posibles se seleccionó el fragmento denominado "Internal Transcribed Spacer" (ITS), que ha demostrado ser eficaz para estudiar las relaciones entre especies estrechamente emparentadas (González *et al.*, 1990; Vogler y DeSalle, 1994; White *et al.*, 1996; King *et al.*, 1999). Desgraciadamente, ninguno de los cebadores que se ensayaron a excepción del 16Sar y 16Sbr dieron resultado positivo. Algunos de estos cebadores presentan posiciones degeneradas y que, por tanto, admiten varias bases posibles. Las abreviaturas estándar empleadas son las siguientes: K (G,T); Y (C,T); R: (A,G); M: (A, C); W: (A,T). Las secuencias de los cebadores utilizados son:

Cebadores nucleares: ITS4: cebador complementario a la región C1 del gen que codifica para el 28SARNr; MITS4: cebador que amplifica la región denominada C1 del extremo 5' del gen codificante del 28SARNr y que ha sido ensayado para moluscos; ITS3: cebador complementario del extremo 5' del gen que codifica para el 5,8SARNr; D2: cebador complementario a la región denominada D2 de la región codificante del 28SARNr; MOL2: cebador complementario a la región denominada D2 de la región codificante del 28SARNr ensayado previamente en moluscos; C2: cebador complementario de una región del 28SARNr; C2': cebador complementario de una región del 28SARNr.

ITS4	5'-TCC-TCC-GCT-TAT-TGA-TAT-GC-3'
MIT4	5'-TTT-CCT-CCG-CTT-AGT-GAT-3'
ITS3	5'-GTC-GAT-GAA-GAA-CGC-AGC-3'
D2	5'-TCC-GTG-TTT-CAA-GAC-GG-3'

MOL2	5'-TGG-AAK-GCC-GAC-AGA-YTC-GCC-AC-3'
C2	5'-TGA-ACT-CTC-TCT-TCA-AAG-TTC-TTT-TC-3'
C2'	5'-GAA-AAG-AAC-TTT-GRA-RAG-AGA-GT-3'

Las combinaciones fueron las siguientes: ITS3-ITS4 (amplifica la región que comprende parte del gen codificante del 5,8SARNr, el ITS2 y la región denominada C1 del extremo 5' del gen codificante del 28SARNr); ITS3-MITS4 (similar al anterior); ITS3-C2 (amplifica el extremo 3' del gen que codifica para el 5,8SARNr, el ITS2 y la extremidad 5' del gen que codifica para el 28SARNr); C2'-MOL2 (amplifica una región pequeña del 28SARNr); C2'-D2 (similar al anterior).

Cebadores mitocondriales. Los cebadores para la COI se consultaron de los datos publicados (Palumbi, 1996). El cebador COIe-H empleado está más degenerado que el original (Palumbi *et al.*, 1991). El 12SB-H y el 12SA-L son versiones ampliadas de los cebadores utilizados en humanos y en *Xenopus* (Palumbi *et al.*, 1991).

16SARNr	5'-TTT-TTY-GAG-GAT-AAG-CTC-3'
16SARNr	5'-TTT-TAA-GCT-CGA-TAG-GGT-CTT-3'
12SARNr (12SB-H)	5'-TGA-CTG-CAG-AGG-GTG-ACG-GGC-GGT-GTG-T-3'
12SARNr (12SA-L)	5'-AAA-AAG-CTT-CAA-ACT-GGG-ATT-AGA-3'
COI (CO1f-L)	5'-CCT-GCA-GGA-GGA-GGA-GAY-CC-3'
COI (CO1e-H)	5'-CCT-GAG-AAT-ARK-GGG-AAT-CAG-TG-3'
Cit.b	5'-CAT-TTA-GGT-CTG-CGG-TCC-AC-3'
Cit.b	5'-GGC-GTA-ACT-AGT-GGG-TTA-GCT-GG-3'

Secuenciación del ADN mitocondrial. Protocolo

El proceso de secuenciación de la región del gen 16S amplificada se llevó a cabo de forma manual (en el Museo de Historia Natural de París) y automática (en el servicio de secuenciación automática del Centro de Investigaciones Biológicas, CSIC, Madrid), siguiendo en ambos casos el método de Sanger *et al.* (1977) que se detalla a continuación.

El protocolo de secuenciación manual tiene tres fases: pretratamiento de los productos PCR, quinación de los cebadores y elongación.

I- Pretratamiento de los productos PCR

Se trata de eliminar todos los oligonucleótidos (cebadores, nucleótidos y fragmentos de ADN de cadena sencilla) que permanecen en nuestro producto de ampli-

ficación, de modo que el ADN amplificado quede lo más limpio posible. Para ello se trata esta mezcla con enzimas exonucleasas y fosfatasas. Para cada cebador se mezclan 5 μ l de producto de PCR, 1 μ l de exonucleasa (100 U/ μ l) y 1 μ l de fosfatasa (24 U/ μ l). Se incuba a 37°C durante 15' y después se mantiene 15' a 80°C.

II- Quinación de los cebadores

Se utiliza el mismo cebador que el empleado en el proceso de amplificación pero a menor concentración (25 pm/ μ l). En este paso se consigue marcar radiativamente el cebador usando un [γ -33 P] dATP. Este grupo fosfato se pega al fosforo 3' con la ayuda de la T4 quinasa, y se incorpora en el cebador. Las cantidades utilizadas para cada cebador son: 1 μ l de cebador, 1 μ l de tampón, 2,5 μ l de agua, 1 μ l de T4 quinasa (10 U/ μ l) y 4,5 μ l de [γ -33 P] dATP. Se incuba a 37°C durante 10' y después a 95°C durante 3'.

III- Elongación

En este paso se incorporan los productos obtenidos en los dos pasos anteriores. Para cada cebador se añaden: 5 μ l de agua, 1,5 μ l de un tampón específico, 1,5 μ l de enzima, 0,75 μ l del cebador marcado radiativamente en el proceso de quinación (fase II) y 5 μ l del producto de la PCR procedente del paso I anteriormente descrito. Toda esta mezcla se añade en unos pocillos que contienen ddNTP (dideoxinucleótidos ddATP, ddCTP, ddGTP y ddTTP) que serán los productos terminales que nos permitirán reconocer los fragmentos de ADN obtenidos de la reacción de amplificación de esta fase. Finalmente, se añaden 10 μ l de aceite para evitar la evaporación y se mete en un termociclador durante 30'' a 95°C, 1' a la temperatura de hibridación utilizada en la amplificación y, por último, 1' a 72°C. Se aplican 30 ciclos y luego uno de 10' a 72°C. Finalmente, se añaden 4 μ l de una solución que detiene la reacción y se guarda en frío.

La secuenciación manual se realiza en geles de poliacrilamida. Antes de rellenar los pocillos correspondientes con las muestras, se realiza una desnaturalización a 96°C durante 4' teniendo precaución de mantener las muestras en hielo. En cada pocillo se añaden 3 μ l de muestra. Las secuencias tardan aproximadamente 3 horas en migrar completamente en el gel, tras lo cual se obtiene un gel cargado radiativamente que se pasa después a la estufa de secado durante 1 hora. El gel se revela en una cámara oscura sobre una película fotográfica y, posteriormente, se lee.

Para alinear y comparar las secuencias obtenidas se ha trabajado con dos programas. Para el protocolo manual se utilizó uno denominado MUST v.1.0 (Philippe, 1992), mientras que para la secuenciación automática se trabajó con otro llamado

SeqEd v.1.0.3 (1989-1992 Applied Biosystems, Inc.). La matriz de secuencias alineadas se construyó con el programa MacClade 3.08a (Apéndice 3). Para alinearlas se utilizó como referencia una secuencia consenso.

Reconstrucción filogenética. Métodos utilizados en el tratamiento de los datos moleculares

La información filogenética contenida en la matriz de secuencias genéticas ha sido estudiada con el fin de seleccionar el modelo evolutivo que mejor se ajuste a nuestros datos. El programa utilizado se denomina Modeltest v2.1 (Posada y Crandall, 1998) y permite comparar diferentes hipótesis o modelos de sustitución de ADN por medio del estudio jerárquico de las distintas hipótesis nulas y alternativas que se prueban en cada paso. Las hipótesis nulas son las siguientes (por orden): igual frecuencia de bases, igual tasa de transiciones (Ti) y transversiones (Tv), igual tasa de Ti, igual tasa de Tv, la misma tasa de sustitución en las posiciones nucleotídicas y la ausencia de posiciones invariables. Este estadístico calcula: a) el índice de probabilidad (p) para cada hipótesis a través del cálculo de la distribución chi-cuadrado y, b) el criterio del mínimo de información teórica o AIC (Akaike, 1974). El nivel de significación utilizado en el análisis es 0,01.

Por otra parte, existen varios métodos estadísticos que nos permiten proponer, a partir de los datos moleculares, hipótesis evolutivas por medio de la construcción de diagramas denominados árboles filogenéticos. Están basados bien en distancias genéticas, también denominados cuantitativos, bien en los caracteres, los llamados cualitativos. Los métodos utilizados en este estudio son de sobra conocidos y, por tanto, sólo se realizará una breve introducción de cada uno de ellos. Todos ellos han sido desarrollados con el programa PAUP v4.0b3 (Swofford, 2000).

Métodos basados en distancias genéticas. Neighbor-joining (NJ) (Saitou y Nei, 1987). Este método asume diferencias de velocidad de evolución entre las distintas ramas de un árbol filogenético. Se calcula la longitud total que resulta de la suma de la longitud de cada una de las ramas de una topología determinada. Aquella topología que posea el menor valor total de longitud de las ramas se escoge como el árbol definitivo. En cada paso del análisis, los datos se transforman en una matriz de distancia. En las matrices modificadas que se van construyendo progresivamente, la distancia entre pares de nodos se ajusta a la media de su divergencia con el resto de los nodos. El árbol se va construyendo uniendo los pares de nodos más próximos, tal y como se define en la matriz de distancia. La longitud de cada una de las ramas se calcula con el algoritmo de Fitch y Margoliash.

Este análisis fue desarrollado a partir de la matriz de distancias generada a través del estadístico Kimura-3 parámetros y la robustez del análisis resultante se calculó mediante bootstraps con 100 réplicas.

Métodos basados en caracteres. En estos métodos, las relaciones entre los UTOs están determinadas por cada uno de los caracteres que los definen. En el caso de las secuencias nucleotídicas, cada posición en el gen se considera un carácter y cada una de las cuatro bases, constituye un estado de carácter, pudiendo considerarse como quinto estado de carácter los fenómenos de inserciones y deleciones. Se utilizaron los métodos de máxima verosimilitud y máxima parsimonia.

Método de máxima verosimilitud (MV). Este método (Felsenstein, 1981) se basa en su capacidad discriminante para elegir aquella topología que presenta mayor probabilidad de corresponder a la información que deriva de los datos. En cada posición de una secuencia determinada se calcula la probabilidad de que un nucleótido sea sustituido por otro. Este método no asume un reloj molecular. La longitud de las ramas representa el número esperado de cambios en los estados de carácter y, por tanto, se espera que se produzcan más cambios en las ramas más largas.

Este análisis se realizó con la opción denominada "Quartet Puzzling" (1.000 pasos). Se estimó la frecuencia empírica de bases, el índice de Ti/Tv con el modelo de Hasegawa-Kishino, la proporción de posiciones invariables y el parámetro γ .

Método de máxima parsimonia (MP) (Edwards y Cavalli-Sforza, 1963, 1964). El principio que rige este método es el basado en la parsimonia, para el cual sólo son válidas aquellas hipótesis filogenéticas que presentan el menor número de sustituciones o pasos evolutivos. De esta forma, se considera más adecuada la topología que presente un mayor ahorro evolutivo en cuanto al número de cambios. El método cladístico permite agrupar táxones por la presencia de caracteres derivados compartidos o sinapomorfías. La congruencia de los caracteres es el criterio decisivo para distinguir las homologías (sinapomorfías) de las que no lo son (homoplasias). Este método, en cambio, no permite estimar la longitud de las ramas, si bien admite diferencias en cuanto al ritmo de evolución de determinadas partes del genoma. Del conjunto de los datos de los que se dispone, se excluyen todas aquellas posiciones (caracteres) de un gen que no presenten variaciones entre todos los UTOs estudiados, es decir, los denominados caracteres no informativos.

Existen tres criterios complementarios ampliamente empleados para polarizar un análisis filogenético cladístico: el de utilización de grupos externos, el ontogenético y el de registro fósil (De Queiroz, 1985). En este estudio hemos escogido el primero.

La elección del grupo externo con el que enraizar un árbol filogenético es crucial. Una parte de los errores que resultan de esta decisión proceden de elegir táxones evolutivamente muy alejados, principalmente cuando se estudian caracteres morfológicos (Smith, 1994). La homoplasia derivada de este tipo de datos procede de identificar como estructuras homólogas algunas que realmente no lo son. En el caso

de los datos moleculares, la superposición reiterada de nucleótidos en lugares homólogos (también denominada saturación) genera graves problemas de interpretación. Como en cada posición del genoma sólo es posible la presencia de una de las cuatro bases, la probabilidad de que se produzcan fenómenos de convergencia o paralelismo es muy alta.

Los criterios que se barajan a la hora de la elección de un grupo externo adecuado son dos: añadir más táxones al grupo hermano más próximo del grupo interno, o bien añadir varios táxones que representen grupos más alejados evolutivamente (Smith, 1994). El primer criterio parece el más adecuado, ya que, en teoría, habrá de generar árboles más "balanceados" (es decir, con mayor índice de dicotomías frente a politomías) y cuya longitud en las ramas de los nodos internos sea significativamente mayor que la de las ramas terminales.

Los táxones utilizados como grupo externo son dos: el género *Hydrobia*, por ser uno de los géneros más antiguos de la familia Hydrobiidae (Hershler y Holsinger, 1990; Ponder et al., 1993), y el género *Pseudamnicola*, filogenéticamente más cercano y considerado como grupo hermano de las especies objeto de estudio. *Hydrobia* presenta una amplia distribución geográfica en ambientes salobres y marinos (Giusti y Pezzoli, 1984; Davis et al., 1988, etc.). Se ha secuenciado un individuo procedente de cada una de las dos especies siguientes: *Hydrobia ulvae* e *Hydrobia minoricensis*. Respecto a *Pseudamnicola*, se trata de un género europeo estrictamente dulceacuícola. De éste, y siguiendo el criterio mencionado anteriormente, se han secuenciado cuatro especies de la península Ibérica (Boeters, 1988): *P. gasulli*, *P. hinzi*, *P. spirata* y *P. falkneri*. Dado que la elección de un grupo externo evolutivamente muy alejado incrementa el índice de homoplasia en el análisis y con el fin de seleccionar un grupo externo idóneo, se analizaron las curvas de saturación de las sustituciones nucleotídicas, considerando grupo externo a *Hydrobia* y *Pseudamnicola*, sucesivamente. Los datos se obtuvieron a partir de los valores de distancia genética.

En el análisis cladístico se ha considerado como grupo externo al género *Hydrobia*. En un primer análisis se realizaron las siguientes asunciones: todos los caracteres fueron tratados sin asignarles ningún orden y fueron valorados con el mismo peso y las inserciones y deleciones se trataron como un quinto carácter. Para la reconstrucción óptima de los estados de carácter se seleccionó la denominada transformación acelerada de los caracteres (ACCTRAN), que favorece los fenómenos de reversión frente a los casos de convergencia evolutiva. Debido al elevado número de táxones incluidos en el análisis, se eligió como criterio de búsqueda el método heurístico, seleccionando como criterio de partida el algoritmo denominado adición aleatoria de los táxones ("random stepwise addition") con 10 réplicas. Este sistema permite unir, aleatoriamente y de uno en uno, los táxones a medida que se va generando un cladograma filogenético a partir de la selección de aquellas topologías más parsimoniosas. Por otra parte, para mejorar el análisis anterior, se realizó un análisis deno-

minado intercambio de ramas ("Branch Swapping"), escogiendo la opción denominada TBR ("Tree Bisection-Reconnection"), que divide en dos a un árbol y genera, por tanto, dos "subárboles". Éstos vuelven a unirse pero, esta vez, en lugares diferentes, de forma que al final del análisis se habrán evaluado todas las topologías posibles a partir del estudio de la viabilidad de todas y cada una de las posibles biparticiones y uniones. El test de Templeton se realizó para analizar las diferencias significativas entre las distintas topologías resultantes de análisis anteriores. Se calcularon los índices de consistencia (CI), de retención (RI), de homoplasia (HI) y de consistencia rescalado (RC) para analizar el ajuste entre los datos y los árboles obtenidos.

La robustez de las hipótesis filogenéticas obtenidas y el grado de consistencia de las ramas de los árboles propuestos se evalúan por medio de dos métodos complementarios: "bootstrap" e índices de Bremer. El primero "baraja" nuevamente los caracteres procedentes de la matriz original y crea una nueva. Uno de sus problemas fundamentales radica en que durante este proceso algunos de los caracteres originales pueden ser omitidos, mientras que otros pueden ser tratados más de una vez, de forma que el resultado final sería similar a la opción de pesado de caracteres del método de parsimonia pero, en este caso, el pesado sería aleatorio. El segundo método calcula los denominados índices de Bremer o "decay index" (di) (Bremer, 1988 y 1994), los cuales permiten cuantificar el número de pasos extras de cada rama necesarios para eliminar una dicotomía o, lo que es lo mismo, para producir topologías pectinadas (politomías). En este caso, se analizan los datos originales sin que exista ninguna manipulación de los mismos, como sucede con los bootstraps. Es, por tanto, un índice de la estabilidad del árbol más parsimonioso obtenido.

Para este estudio se ha realizado, en primer lugar, un bootstrap con la opción de búsqueda heurística (100 réplicas) y la adición aleatoria de secuencias con 10 réplicas; en segundo lugar, se han calculado los índices de Bremer a partir del árbol consenso estricto obtenido con PAUP por medio del programa denominado Auto-Decay v.4.0.1 (Eriksson, 1998).

Para analizar el sesgo existente en la distribución de frecuencias de la longitud de los árboles se generan 1.000 árboles aleatorios. Los valores obtenidos son un índice de la información filogenética contenida en las secuencias.

RESULTADOS

Es necesario apuntar el peligro de que en este estudio se aplique una cierta lógica circular, de forma que se consideren más congruentes aquellos resultados que coincidan más con las hipótesis previamente establecidas en el estudio morfológico de las especies. Para evitar en lo posible este fenómeno, se ha estudiado un amplio conjun-

to de poblaciones que han sido tratadas bajo el nombre único de la localidad a la que pertenecían sin adelantarles ninguna denominación específica. De una matriz total de 80 individuos, se unificaron las secuencias idénticas hasta obtener una matriz de 48 individuos.

Cuando se comparan secuencias, éstas deben ser homólogas al igual que sus posiciones respectivas. Por esta razón frecuentemente es necesario incorporar al proceso de alineación de secuencias inserciones y deleciones de pares de bases.

Se secuenciaron 80 individuos pertenecientes a 20 especies. De entre ellas, 14 especies pertenecen al grupo interno, 2 al género *Hydrobia* y 4 a *Pseudamnicola*. Del primer grupo, otras 4 especies no pudieron ser secuenciadas: *Islamia pallida*, *I. ateni*, *Pseudokerkia aurorii* y *Tarraconia rolani*. La razón más probable fue el mal estado del material. A continuación, se detallan las poblaciones estudiadas, el número de ejemplares secuenciados, el número de secuencias distintas obtenidas (entre paréntesis) y la especie a la que pertenecen (dato no considerado *a priori*):

1. Almedinilla (Fuente del Piojo), Córdoba: 3 ejemplares (2) (*Actenidia baetica*).
2. Valle de Santa Ana (Fuente Abariego), Badajoz: 2 ejemplares (2) (*Arganiella tartessica*).
3. Alajar (Manantial en la Peña de Arias Montano), Huelva: 2 ejemplares (2) (*Arganiella tartessica*).
4. Fuenteheridos, Huelva: 2 ejemplares (1) (*Arganiella tartessica*).
5. Prado del Rey, Cádiz: 3 ejemplares (2) (*Pseudokerkia morenoi*).
6. Coripe (Fuente El Cañajoso), Sevilla: 3 ejemplares (2) (*Pseudokerkia morenoi*).
7. El Chorro (Fuente Matiaña), Málaga: 2 ejemplares (2) (*Pseudokerkia morenoi*).
8. Mata Bejid, Jaén: 3 ejemplares (1) (*Boetersiella sturmi*).
9. Durcal (Fuente Pilar del Mono), Granada: 2 ejemplares (1) (*Boetersiella davisi*).
10. Ayora (Las Aguas), Valencia: 2 ejemplares (1) (*Chondrobasis levantina*).
11. Teresa de Cofrentes (Fuente Caroché), Valencia: 2 ejemplares (1) (*Chondrobasis levantina*).
12. Jarafuel (Nacimiento de La Mina), Valencia: 1 ejemplar (1) (*Chondrobasis levantina*).
13. Las Viñuelas (Fuente Lapica), Valencia: 1 ejemplar (1) (*Chondrobasis levantina*).
14. Carretera del Chorro a Ardales, Málaga: 1 ejemplar (1) (*Islamia schueleii*).
15. Padul (Fuente del Mal Nombre), Granada: 3 ejemplares (1) (*Islamia schueleii*).
16. Setenil (Fuente La Quemona), Málaga: 2 ejemplares (1) (*Islamia schueleii*).
17. El Marchal de Antón López, Almería: 1 ejemplar (1) (*Islamia schueleii*).
18. Félix (Sierra de Gádor), Almería: 3 ejemplares [(1) *Islamia schueleii* y (2) *Pseudokerkia morenoi*].
19. Benaoján (Cueva del Gato), Málaga: 2 ejemplares (2) (*Islamia schueleii*).
20. Gaucín, Málaga: 2 ejemplares (1) (*Islamia schueleii*).
21. Laguarda, Huesca: 1 ejemplar (1) (*Islamia globulus*).
22. Adraén, Sierra del Cadí: 1 ejemplar (1) (*Islamia globulus*).
23. Alfara (Font de Azut), Alicante: 2 ejemplares (1) (*Islamia aitanica*).
24. Callosa d'en Sarriá (Fonts de L'Algar), Alicante: 3 ejemplares (1) (*Islamia aitanica*).
25. Requena (Fuente Flores), Valencia: 2 ejemplares (1) (*Islamia aitanica*).
26. Tabernes de la Valldigna (La Granata), Valencia: 1 ejemplar (1) (*Islamia aitanica*).
27. Hornachuelos, Córdoba: 2 ejemplares (2) (*Islamia henrici*).
28. Yémeda (Fuente del Roble), Cuenca: 2 ejemplares (1) (*Fissuria fezi*).
29. Navajas (Fuente. La Peña), Castellón: 2 ejemplares (2) (*Fissuria fezi*).

30. Borondes (Fuente La Fontona), Asturias: 2 ejemplares (1) (*Pseudohauffenia azarum*).
31. Navajas (manantial La Esperanza), Castellón: 2 ejemplares (2) (*Tarraconia gasulli*).
32. Bahía de O Grove, Pontevedra: 1 ejemplar (1) (*Hydrobia minoricensis*).
33. Bahía de O Grove, Pontevedra: 1 ejemplar (1) (*Hydrobia ulvae*).
34. Cimballa, Zaragoza: 1 ejemplar (1) (*Pseudamnicola hinzi*).
35. Laguna de Ontígola, Aranjuez: 1 ejemplar (1) (*Pseudamnicola spirata*).
36. Manantial Rambla de los Yesos, Amboloduy, Almería: 1 ejemplar (1) (*Pseudamnicola gasulli*).
37. Fuente Los Nogales, Benafer, Castellón: 3 ejemplares (1) (*Pseudamnicola falkneri*).

Las poblaciones de *Chondrobasis levantina* números 10 (Ayora), 12 (Jarafuel) y 16 (Setenil) presentaron secuencias idénticas a la 11 (Teresa de Cofrentes) y, por tanto, no se incluyeron en el análisis.

La longitud de la secuencia del 16SARNr amplificada es de 513 pares de bases (excluyendo la longitud de los cebadores). La proporción de bases nucleotídicas es la siguiente: A: 0,33; C: 0,15; G: 0,18; T: 0,34, existiendo un sesgo a favor de la presencia de A y T del 67% frente a la de C y G (33%). El índice Ti/Tv es relativamente bajo, alrededor de 2,3. La proporción estimada de posiciones invariables es de 0,36 y el valor estimado del parámetro gamma es 0,40. La matriz de secuencias alineadas (Apéndice 3) muestra regiones muy conservadas en todos los táxones (por ejemplo posiciones números 50-110) y otras mucho más variables (por ejemplo posiciones 240-270). Estas primeras zonas son interesantes para la elaboración de nuevos cebadores.

Los modelos evolutivos inferidos de nuestros datos a través de las hipótesis anteriormente mencionadas ofrecen dos resultados diferentes:

- a) El test de probabilidad jerárquico o LRTs ha escogido como mejor el modelo denominado K3Pf+G correspondiente al Kimura 3-parámetros (Kimura, 1981) modificado, el cual cumple las siguientes condiciones: diferencias en la frecuencia de las bases; diferencias en los índices de Ti-Tv; igual índice de Ti y desigual de Tv; diferentes tasas de evolución en las posiciones nucleotídicas y existencia de posiciones invariables.
- b) El AIC propone como modelo el denominado HKY+I+G correspondiente al descrito por Hasegawa *et al.* (1985) modificado, que es similar al anterior, salvo que considera iguales índices de Tv.

La gráfica de correlación entre el número total de cambios y la divergencia genética (Fig. 88) se ajusta a una recta muy precisa que relaciona directamente el incremento de la distancia genética y el número de mutaciones. Por otra parte, las curvas de saturación de las Ti y Tv utilizando a *Hydrobia* y *Pseudamnicola* como grupo externo son muy similares y no muestran claros indicios de estar saturadas, por lo que no parece haber señales de pérdida de información filogenética. Tan sólo

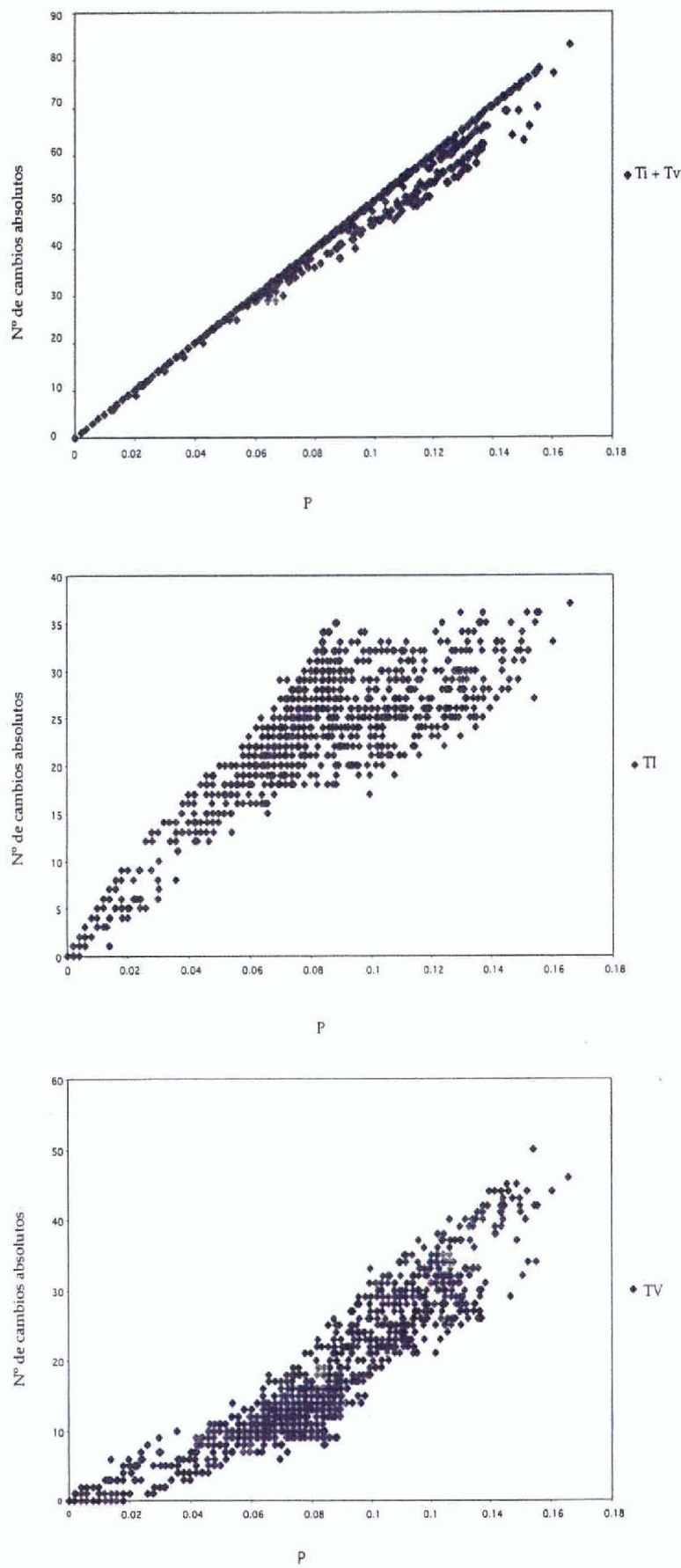


Fig. 88. Curvas de saturación resultado de la relación entre la divergencia media (p) de los pares de táxones y la frecuencia de transiciones (Ti) y transversiones (Tv) detectada. Este análisis está basado en una secuencia parcial del gen mitocondrial 16SARNr.

la curva de transiciones parece mostrar en ambos casos un ligero perfil asintótico en su parte superior, lo que indica una cierta tendencia hacia la saturación. Debido a ello, se considerará a *Hydrobia* como grupo externo válido para el análisis de parsimonia.

De un total de 513 caracteres, 346 (67,4%) son constantes, 33 (6,4%) son variables no informativos y 134 (26,1%) son parsimoniosamente informativos. Del análisis heurístico se obtienen 48 árboles igualmente parsimoniosos (CI: 0,58; RI: 0,82; RC: 0,48 y HI: 0,41) que representan 424 cambios o pasos evolutivos y cuyo árbol de consenso estricto es el que se muestra en la Figura 89. El índice de consistencia del árbol obtenido del consenso estricto es muy elevado (0,94). El test de Templeton no muestra diferencias significativas entre estos 48 árboles ($p = 1$). La curva de frecuencias de longitud de ramas proporciona árboles con una longitud media de 1.001 pasos ($g1 = -0,697071$, $p < 0,01$) y con un valor mínimo de 912 pasos. La diferencia significativa respecto al resultado obtenido del análisis cladístico indica que los datos de partida contienen una fuerte señal filogenética.

Los árboles obtenidos del análisis de distancias genéticas (Fig. 90), de máxima verosimilitud (Fig. 91), y de máxima parsimonia (Figs. 89), presentan topologías algo dispares y, muestran diferencias en las relaciones que se establecen entre algunos géneros del grupo interno. El valor del nodo basal obtenido con el método de MV es muy bajo (29), lo cual se corresponde con una politomía a nivel basal. Sin embargo, en el árbol de distancias obtenido el grupo más próximo a *Islamia* es el compuesto por ((*Pseudokerkia*, *Arganiella*) *Actenidia*), con un valor de distancia genética de 0,5%. Por el contrario, en el consenso estricto del análisis heurístico, *Islamia* se agrupa con otro clado ((*Tarraconia*, *Fissuria*) *Pseudohauffenia*). Esta indefinición anterior se refleja claramente en la topología de los bootstraps (Figs. 92 y 93), los cuales presentan una politomía basal con valores muy elevados (86% para MP y 87% para NJ). Los índices generales de bootstrap y de Bremer son generalmente elevados, salvo en puntos muy concretos, donde los primeros se sitúan por debajo del 70%, límite inferior del nivel de significación propuesto (Hillis y Bull, 1993).

Los árboles resultantes de los análisis anteriores muestran muy bien definidas las agrupaciones entre las distintas poblaciones. El grupo interno, objeto de nuestro estudio, es claramente monofilético (presenta valores de Bootstrap del 100% con NJ y MP y 87% con MV; $di = 10$ pasos). La relación filogenética entre las cuatro especies de *Pseudamnicola* está bien resuelta y constituye el grupo hermano del anterior. Los valores de distancia genética entre los UTOs de estos dos conjuntos varían desde el 15% hasta el 26% (Apéndice 3). Dentro de las pseudamnicolas, las mayores diferencias en la secuencia genética residen en *P. falkneri* que, como rasgo destacable, presenta una triple inserción de adeninas en la posición 352. Los valores de distancia entre todas ellas se sitúan entre el 8,6% y el 9,2%.

En relación al grupo interno, existen dos nodos basales claramente identifica-

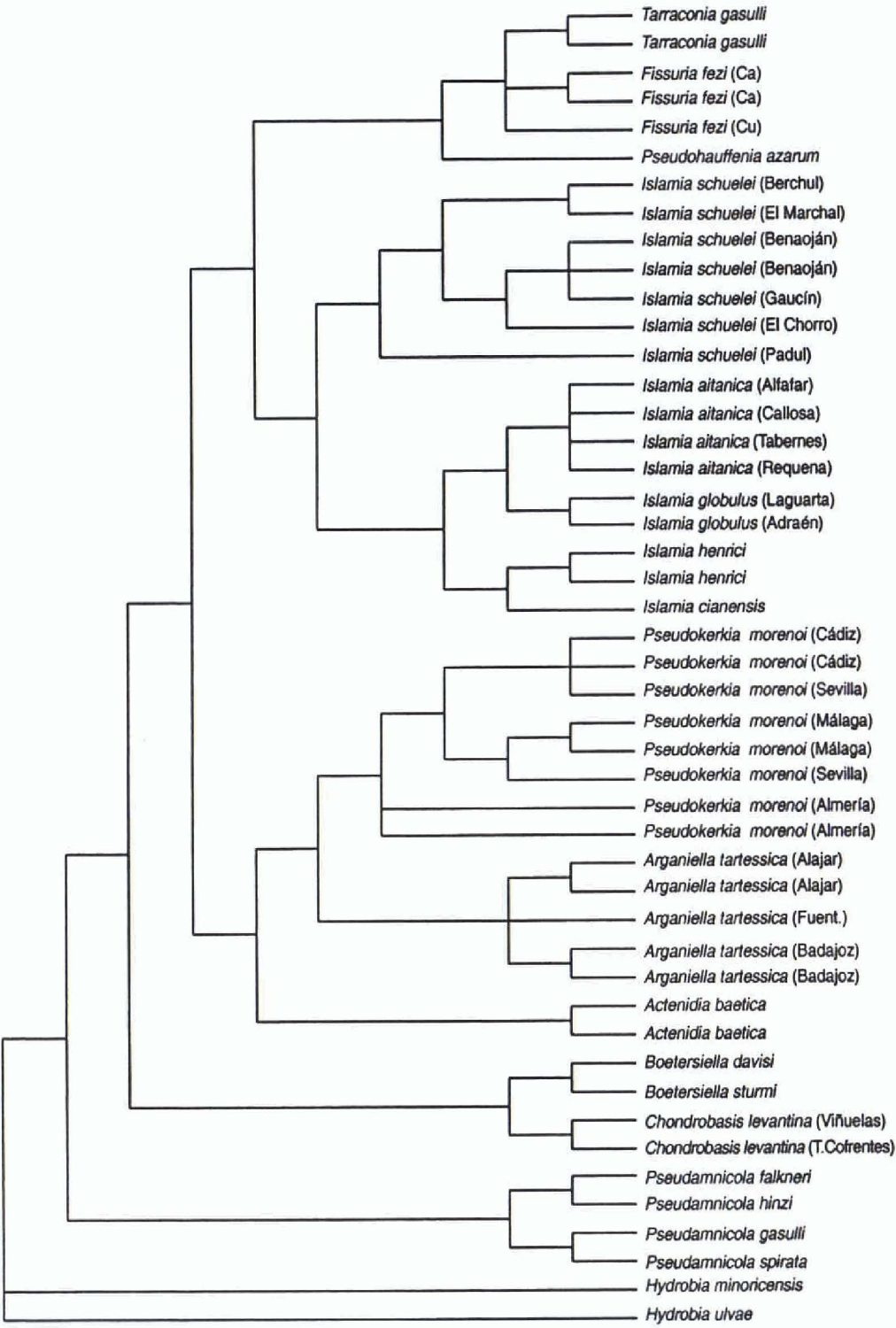


Fig. 89. Árbol consenso estricto (L= 424; CI= 0,94) resultante del análisis heurístico de las relaciones filogenéticas de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo. Este árbol está basado en una secuencia parcial del gen mitocondrial 16SARNr. El género *Hydrobia* es el grupo externo seleccionado.

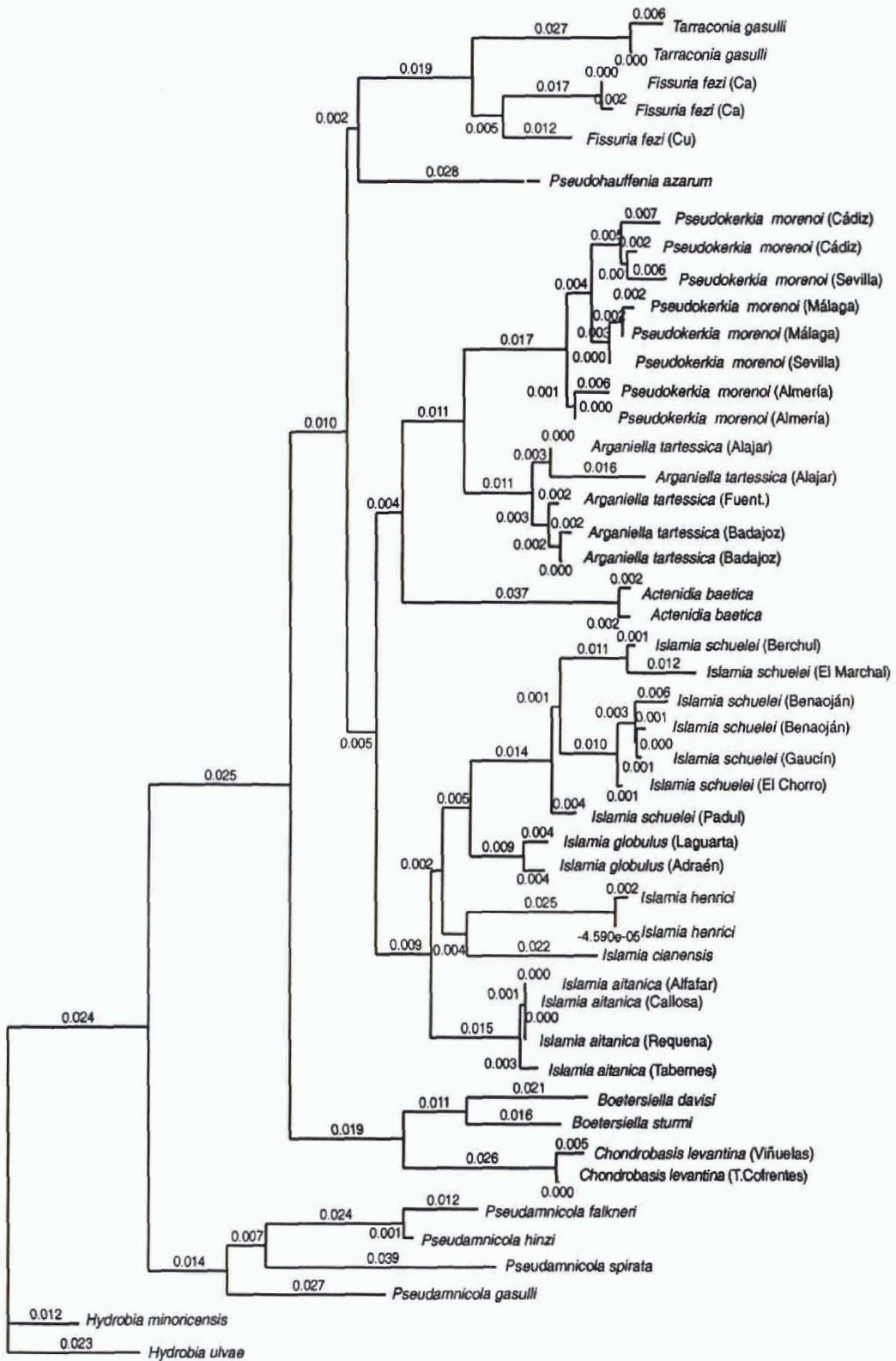


Fig. 90. Relaciones filogenéticas de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo estimadas por medio del método de Neighbor-joining basado en la distancia de Kimura-3 parámetros. Este árbol está basado en una secuencia parcial del gen mitocondrial 16SARNr.

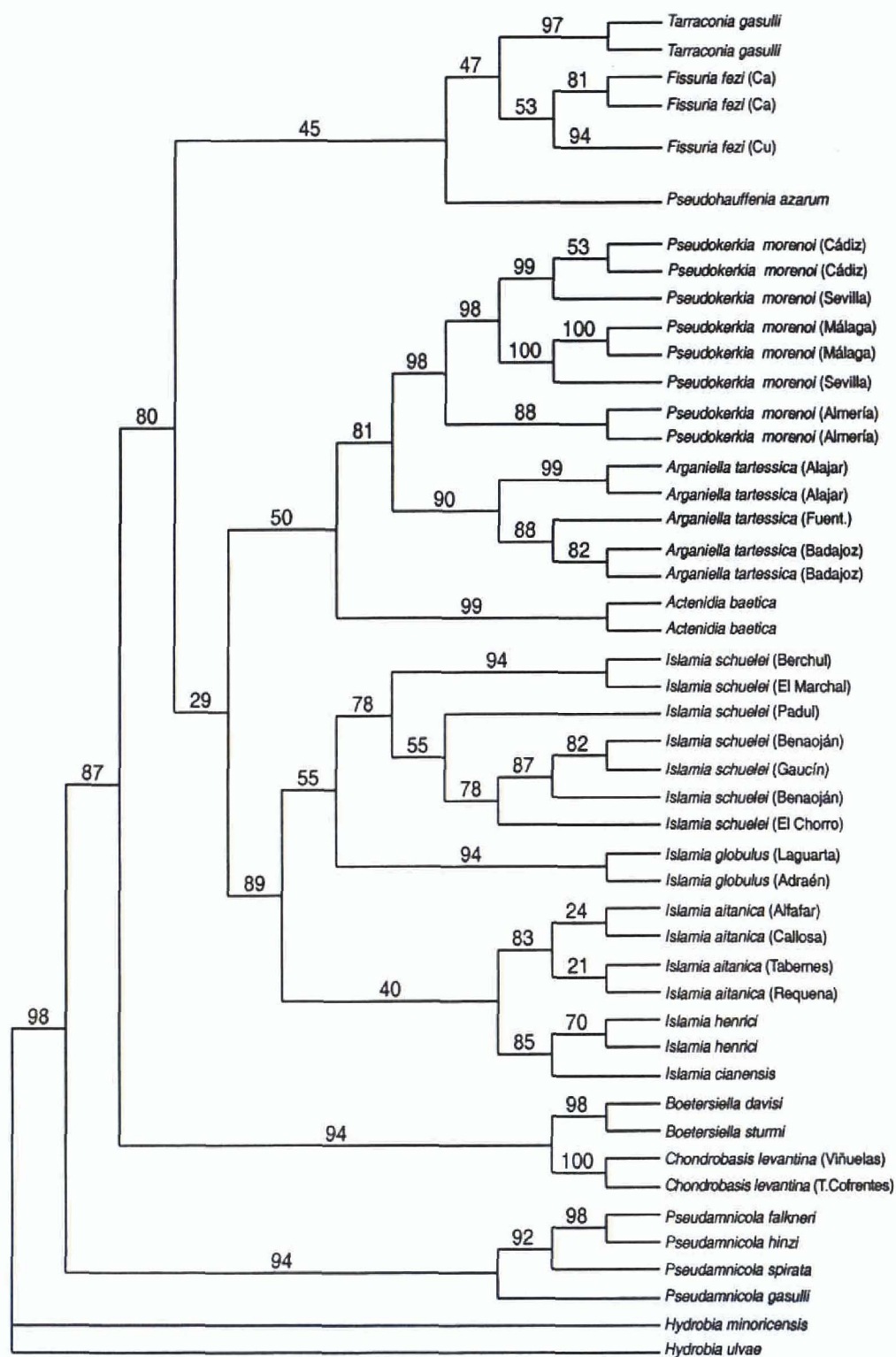


Fig. 91. Relaciones filogenéticas de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo estimadas por el método de Máxima Verosimilitud (1.000 pasos). Este árbol está basado en una secuencia parcial del gen mitocondrial 16SARNr.

bles. Por un lado, el que define los géneros *Boetersiella* y *Chondrobasis* y, por el otro, el que agrupa al resto de las especies (valores de bootstrap para NJ y MP: 100%, MV: 87%, di:10 pasos). En el árbol derivado del consenso estricto del análisis heurístico (Fig. 89), este último grupo se subdivide en dos clados: el primero, compuesto por las especies de los géneros (*Islamia* ((*Fissuria*, *Tarraconia*) *Pseudohauffenia*) y el segundo, que agrupa a todas las especies de ((*Arganiella*, *Pseudokerkia*) y *Actenidia*). Sin embargo, la topología resultante del análisis de distancia y de máxima verosimilitud es diferente y agrupa a (*Islamia* con ((*Arganiella*, *Pseudokerkia*) y *Actenidia*)) (MV: 29, NJ: 0,5%) y a ((*Fissuria* con *Tarraconia*) y *Pseudohauffenia*) (MV: 45, NJ: 0,2%). Esta indeterminación se refleja en los bootstraps realizados por el método de distancia y de máxima parsimonia (Figs. 92 y 93), presentando una politomía basal con valores entre 87 y 86, respectivamente. Sin embargo, el índice de Bremer (Fig. 94) del consenso estricto del árbol más parsimonioso presenta un valor elevado en el clado (di= 6 pasos) que define a los dos grandes grupos: por un lado, el compuesto por los géneros *Islamia*, *Tarraconia*, *Fissuria* y *Pseudohauffenia*; por el otro, el formado por *Pseudokerkia*, *Arganiella* y *Actenidia*. A medida que profundizamos en el interior del árbol, la relación filogenética entre estos géneros pierde robustez. De esta manera, el grupo formado por *Islamia*, *Fissuria*, *Tarraconia* y *Pseudohauffenia* y el formado por *Pseudokerkia*, *Arganiella* y *Actenidia* presentarían una politomía basal (di= 2 pasos). Esto indica que la relación de los géneros del grupo interno no está bien definida, excepto entre *Pseudokerkia* y *Arganiella*. A continuación se presenta una breve descripción de las características de cada género y de sus poblaciones.

La relación filogenética de *Boetersiella* y *Chondrobasis* es confirmada por todos los análisis realizados y los valores de robustez de este clado son muy altos (MP: 99%; NJ: 100%; MV: 94% y di: 9 pasos). La divergencia que presentan las dos especies de *Boetersiella* es del 4%, del 0,4% entre las dos poblaciones de *C. levantina* y del 6,0%-8,4% los de ambos géneros entre sí. Los índices de distancia respecto a todo el grupo interno son del orden del 11,0%-16,7% para *B. sturmi*, del 12,0%-18,7% para *B. davisii* y del 11,0%-16,7% para *C. levantina*.

El género *Islamia* es un clado monofilético que agrupa a las cuatro especies ibéricas secuenciadas (*I. globulus*, *I. aitanica*, *I. schueleii* e *I. henrici*) y a la especie italiana *I. cianensis*. Los índices de bootstrap que definen este nodo son relativamente altos (NJ: 81%, MP: 63%, MV: 89%), presentando una politomía basal con el resto del grupo interno. El índice de Bremer (Fig. 94) es también relativamente alto (di= 4 pasos). En las poblaciones de *I. schueleii* parece existir una coherencia genética-geográfica, de forma que se establecen tres grupos claros (Figs. 89, 90, 91): el primero, formado por las poblaciones de Almería; el segundo, por las de Málaga, quedando el tercero por la de Granada. En el primer grupo, con un índice de bootstrap máximo, destaca la población de El Marchal, cuya secuencia es ligeramente más corta, presenta tres fenómenos de Ti y dos de Tv respecto a la de Berchul (véanse Apéndice

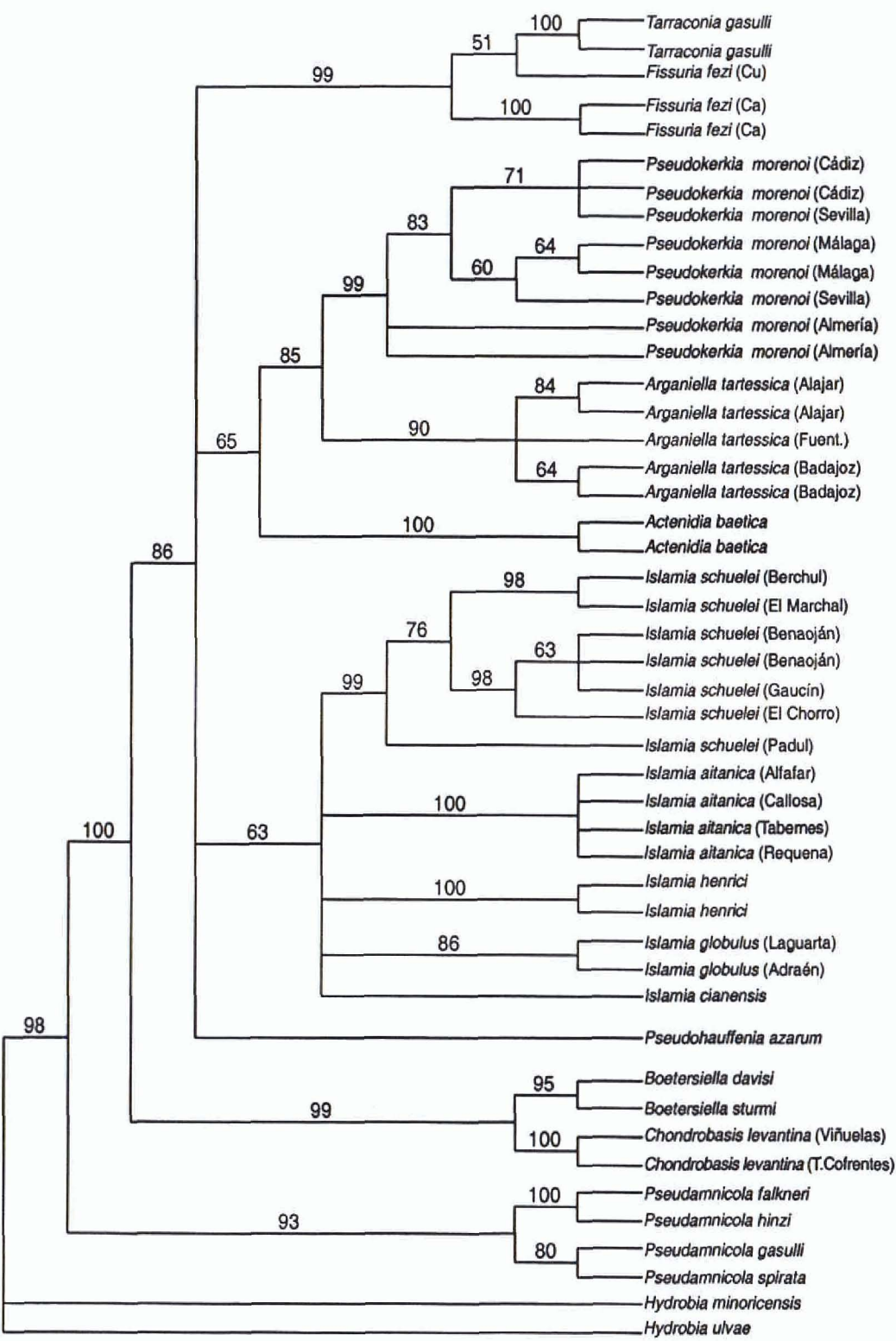


Fig. 93. Árbol consenso resultante del método del análisis heurístico de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo. Los valores de bootstrap (100 x 10 réplicas) mayores del 50% están indicados encima de sus respectivas ramas. Este árbol está basado en una secuencia parcial del gen mitocondrial 16SARNr.

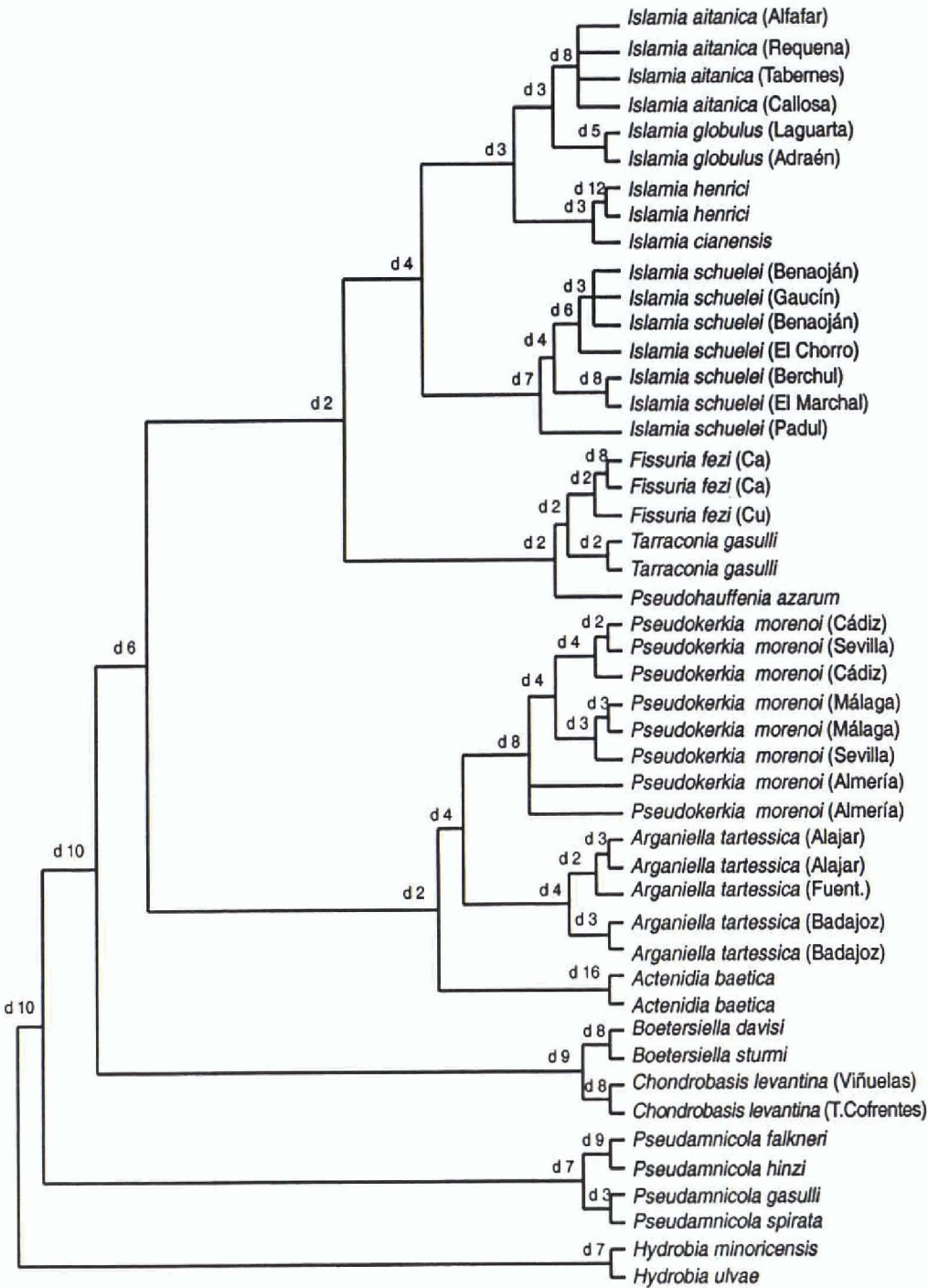


Fig. 94. Árbol consenso resultante del método del análisis heurístico de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo en el que se muestran los índices de Bremer (valores superiores a cero). Este análisis está basado en una secuencia parcial del gen mitocondrial 16SARNr.

ces 4 y 5), y un 1,3% de distancia genética. El segundo grupo es genéticamente más similar entre sí y destaca la población de El Chorro-Ardales con distancias de 0,4-1% respecto al resto (Apéndice 3). Las diferencias entre las poblaciones de Almería y Málaga son de 2,4%-5,1%, las de Almería y Granada del 1,9%-3,3% y las de Málaga y Granada, 2,3%-1,6%. Según el análisis de NJ (Fig. 90), la especie genéticamente más próxima a *I. schuelei* es *I. globulus* y su distancia presenta un rango de 3,3-7,1%%. Sin embargo, los restantes análisis no avalan este resultado. Las poblaciones de Lérida y Huesca de *I. globulus* se diferencian en un 0,8%. La similitud genética entre las poblaciones de *I. aitanica* es mayor que la de *I. schuelei* (entre 0-0,4%) y, aunque normalmente la topología que presentan todas estas especies es politómica, el análisis de máxima verosimilitud (Fig. 91) agrupa entre sí a las poblaciones de Valencia, por un lado y de Alicante, por el otro (MV: 83%). El clado que agrupa *I. henrici* e *I. cianensis* es poco sólido (bootstrap NJ: 65%, MV: 85, di= 3 pasos), de forma que la topología real corresponde a una politomía, tal y como muestra el árbol del análisis de bootstrap de MP (Fig. 93). El valor de distancia genética entre ambas especies es de 5,5% (Apéndice 3).

En el caso de *Fissuria fezi*, los dos individuos secuenciados de Cuenca presentan idénticas secuencias, pero los de Castellón presentan una Tv en posición 9 (Apéndice 5). Los índices de distancia genética entre *F. fezi* de Cuenca y de Castellón son altos, alrededor del 3% (Apéndice 3). La relación de *Fissuria* con *Tarraconia*, tal y como se ha mencionado, es confusa y queda patente en las distintas alternativas que muestran los análisis. Aunque en casi todos ellos las poblaciones de *F. fezi* (Figs. 90 y 91) se agrupan en un mismo nodo (boot. NJ: 86%; MV: 53%; di= 2 pasos), en el análisis de bootstrap de MP (51%) *F. fezi* de Cuenca (Fig. 93) se agrupa con *T. gasulli* con unos valores bajos (51%). Los valores de distancia genética entre *F. fezi* de Cuenca y Castellón respecto a *T. gasulli* son 5,8%-5% y 6,0%-7,2%, respectivamente.

La posición filogenética de *Pseudohauffenia azarum* es incierta y puede situarse, o bien próxima a *Tarraconia* y *Fissuria* —Figs. 89, 90, 91— (NJ, consenso estricto del análisis heurístico, MV: 45% y di= 2 pasos, —Fig. 94—), o bien formando parte de la politomía basal (Figs. 92, 93) del grupo interno (boot. NJ: 87%, boot. MP: 86%).

Finalmente, cabe destacar el último conjunto de poblaciones agrupadas en tres géneros: *Pseudokerkia*, *Arganiella* y *Actenidia*. Aunque los valores basales de bootstrap en este clado no son altos (NJ: 60%, MP: 65%, MV: 50%, di= 2 pasos), los que determinan la relación entre *Pseudokerkia* y *Arganiella* son mejores (NJ: 88%, MP: 85%, MV: 81%, di= 4 pasos) y sugieren una monofilia ancestral para estos dos géneros. Los altos niveles de bootstrap (NJ: 100%, MP: 99%, MV: 98%, di= 8 pasos) que definen a todas las poblaciones consideradas como *Pseudokerkia morenoi* demuestra que se trata de un grupo genéticamente homogéneo. Sin embargo, cabe destacar la separación en diferentes ramas de los dos ejemplares secuenciados de Coripe (Sevilla), caracterizados por presentar un número elevado de transiciones (Apéndice 5, Figs. 89-91). Las

secuencias de Félix (Sierra de Gádor, Almería) son ligeramente distintas a las del resto de las poblaciones y presentan valores de distancia de 0,8%-3,2% respecto a las secuencias de Sevilla, del 1,4%-2,1% con las de Cádiz y del 1%-1,9% para la de Málaga (Apéndices 3 y 4). El género *Arganiella* es el más próximo al anterior y agrupa a los cinco ejemplares estudiados diferenciándolos en tres poblaciones distintas (Alajar, Fuenteheridos y Valle de Santa Ana). Los valores de bootstrap que confirman este nodo son muy altos en cualquiera de los análisis realizados (NJ: 100%, MP: 90%, MV: 90%, di= 4 pasos). Uno de los ejemplares de Alajar presenta un número elevado de cambios respecto al otro de la misma población (Ti: 1, Tv: 4) —Apéndices 5 y 6—. Y, por último, en la base de este clado destacan las poblaciones de Almedinilla (Córdoba) pertenecientes a *Actenidia baetica*. La distancia genética que separa *Actenidia* de *Arganiella* ronda el 7,5%-10,6% y de *Pseudokerkia*, el 10,1%-11%.

DISCUSION

El número de caracteres informativos de la secuencia amplificada es análogo al obtenido en estudios similares relativos a bivalvos (Stepien *et al.*, 1999). Dado que las sustituciones múltiples se van acumulando en cada posición nucleotídica a lo largo del tiempo, se espera que los grupos que se hayan separado más recientemente presenten altos índices de Ti/Tv. Los resultados obtenidos muestran una baja relación Ti/Tv (2:1), lo que indica que todas las especies incluidas en este estudio han debido separarse en épocas recientes y que, por tanto, no parecen existir fenómenos de saturación que puedan ocultar la información filogenética contenida en estos datos. Índices más bajos incluso se han obtenido en varios géneros de la familia Lymnaeidae (moluscos pulmonados, Basommatophora), con valores de 1/0,81 (Remigio y Blair, 1997) y otros similares en la familia Dreissenoidea (Stepien *et al.*, 1999). El porcentaje de A-T (67%) es similar al descrito en *Albinaria turrita* (69,7%) (Lecanidou *et al.*, 1994), *Mytilus edulis* (62,2%) (Hoffman *et al.*, 1992) y en varias especies de gasterópodos dulceacuícolas de la familia Lymnaeidae (66-73%) (Remigio y Blair, 1997).

El cálculo de las distancias genéticas entre organismos basados en secuencias génicas cortas es normalmente impreciso (Martin *et al.*, 1990) y, por ello, estos resultados deben ser interpretados como preliminares. La selección de este gen para establecer la filogenia de las especies ibéricas se debe a que en él existen regiones que evolucionan más rápidamente junto a otras que están muy conservadas, de forma que se pueden detectar divergencias recientes y antiguas. Por tanto, la validez filogenética del empleo del gen 16SARNr depende del nivel taxonómico que estemos tratando.

- a) nivel intrapoblacional: a pesar de su alto grado de conservación, el 16SARNr revela un pequeño polimorfismo intrapoblacional con valores de distancia medios de

0,2%-0,4% (Fig. 95). Una parte importante de las poblaciones estudiadas presenta más de un haplotipo mitocondrial que se traduce en cambios en 1-5 pares de bases, una cifra similar a la descrita en el bivalvo marino *Crassostrea virginica* (Small y Chapman, 1997). Otras poblaciones, como Alajar (Huelva) (*A. tartessica*) y Coripe (Sevilla) (*P. morenoi*), presentan, en cambio, altos índices de divergencia entre los ejemplares estudiados: 1,6% y 1,5%, respectivamente. Mientras que en el primer caso uno de los ejemplares secuenciados presenta un número inusualmente alto de deleciones y Tv, en el segundo la diferencia reside en el alto número de transiciones. Por el contrario, otros trabajos realizados en algunos moluscos bivalvos de la familia Unionidae no muestran ninguna variabilidad intrapoblacional (Stepien *et al.*, 1999).

- b) nivel interpoblacional o intraespecífico: las variaciones interpoblacionales en cada especie permiten establecer en algunos casos grupos bien diferenciados. Los valores medios entre las poblaciones se sitúan entre el 0,4% y el 1,5%, aunque los valores de divergencia total se sitúan entre el 0,4% y el 5,1% (Fig. 95). Existen poblaciones con valores anormalmente altos: *P. morenoi* de Félix (Almería) y de Coripe (Sevilla): 3,2%; *F. fezi* de Cuenca y Castellón: 3,3% y las poblaciones de *I. schuelei* de Almería (Félix y El Marchal) con el resto de las de esta especie: divergencia de hasta 5,1%. Las poblaciones de Almería se sitúan en los extremos del rango de distribución de *P. morenoi* e *I. schuelei*. Estos índices tan altos de divergencia genética, similares a los observados entre especies, pueden explicarse por un aislamiento geográfico-genético que pueden haber producido un fenómeno vicariante y un aislamiento genético y reproductor de las poblaciones de Almería respecto al resto. Esta divergencia tan notoria podría corresponder a la que presenta una subespecie, un caso similar descrito en *L. stagnalis* (Remigio y Blair, 1977).
- c) nivel interespecífico: la divergencia genética que se observa en las especies analizadas presenta valores medios de 5,5% (Fig. 95), aunque el mínimo y el máximo se sitúan entre 3,3% y 7,2%, aproximadamente. Este valor medio coincide con otros datos publicados en *Crassostrea ariakensis* y *C. gigas* (Foighil *et al.*, 1995), especies de la misma área geográfica, que muestran variaciones del 5% para el 16SARNr. Sólo en *Islamia* y *Pseudamnicola*, de los cuales se han podido estudiar las secuencias de varias especies, se ha podido comprobar su capacidad resolutive en el nivel intragenérico. La relación filogenética entre la mayoría de las islamias es ambigua. Cabría esperar una mayor distancia genética que la que se observa entre la especie italiana *I. cianensis* y las demás especies ibéricas. De hecho, su distancia genética con *I. henrici* (5,5%) es equiparable a la que presentan las especies ibéricas entre sí. Este dato podría explicarse por un fenómeno de especiación reciente el cual, considerando la lenta tasa de evolución de este gen, resultaría totalmente inapreciable en el árbol filogenético, o bien porque este proceso ha sido simultá-

neo en ambos grupos de especies (las de la península Ibérica y las de Italia). En cambio, las relaciones entre las especies de *Pseudamnicola* están mejor definidas. Cabe destacar el alto número de cambios en *P. spirata*, una especie que morfológicamente no presenta caracteres reseñables respecto a las demás pseudamnícolas. Por el contrario, *P. gasulli* es una especie de la que se esperaría una mayor tasa de cambios ya que su peculiar anatomía (fundamentalmente de la genitalia femenina) la sitúa dudosamente dentro de este género (Boeters, 1988). La distancia genética para el 16SARNr entre las especies del grupo externo, *H. ulvae* y *H. minoricensis*, (3,8%) es mucho menor que la obtenida con la COI en *H. neglecta* y *H. cf. pontieuxini*, que es del 16% (Davis *et al.*, 1998). En otros géneros que presentan áreas de distribución mayores que la de las especies ibéricas se han descrito divergencias iguales y superiores. Este es el caso de las especies europeas de *Lymnaea*, con valores entre 5,1% y 20,9% (Remigio y Blair, 1997). Todo ello parece indicar que el COI varía más rápido que el 16SARNr y que, probablemente, resulte idóneo cuando se estudian táxones estrechamente relacionados.

A pesar de que las relaciones evolutivas entre la mayoría de los géneros no está resuelta, en este estudio sí se demuestra el origen monofilético de algunas de ellos. Cabe destacar la fuerte relación entre *Boetersiella* y *Chondrobasis*, que se constituyen como un grupo parafilético respecto a los demás. El ancestro de este grupo debió diferenciarse antes que todos los demás y, probablemente, mantuvo una uniformidad morfológica hasta épocas más recientes, cuando se diferenció en estos dos géneros. De hecho, *Boetersiella* y *Chondrobasis* comparten la mayoría de los caracteres morfológicos, excepto algunas pequeñas diferencias en la genitalia masculina y femenina (Arconada y Ramos, 2000).

Para estimar la edad de divergencia de nuestros táxones necesitamos: tener información del registro fósil; disponer de datos de comparación en organismos lo más cercanos posibles; datar las posibles barreras geográficas que expliquen la separación de sus poblaciones y los consiguientes procesos de aislamiento y especiación y, asimismo, que permitan determinar el inicio de su proceso de diversificación. En el primer caso, se puede afirmar que se conocen muy pocos datos paleontológicos de la familia Hydrobiidae. El primer registro fósil de un hidróbido data del Pérmico (280-230 m.a.) (Ponder, 1988; Yu y Zhu, 1990). Según estos autores, parece probable que esta familia apareciera en un medio salobre (con larvas pelágicas) y se extendiera a lo largo de la costa noroeste de Pangea antes de la abertura del mar de Tethys. En relación a la península Ibérica, los únicos registros fósiles en que se mencionan especies de interés para el presente estudio son los de Royo (1922) y Madurga (1973). Se citan algunas especies, *Valvata schlosseri*, *V. piscinalis piscinalis* y *V. cristata*, del periodo Cuaternario (1,8-0 m.a.), en las provincias de Granada, Valencia, Castellón, Alicante, Teruel, Cuenca y Guadalajara. Esta distribución coincide esencialmente con

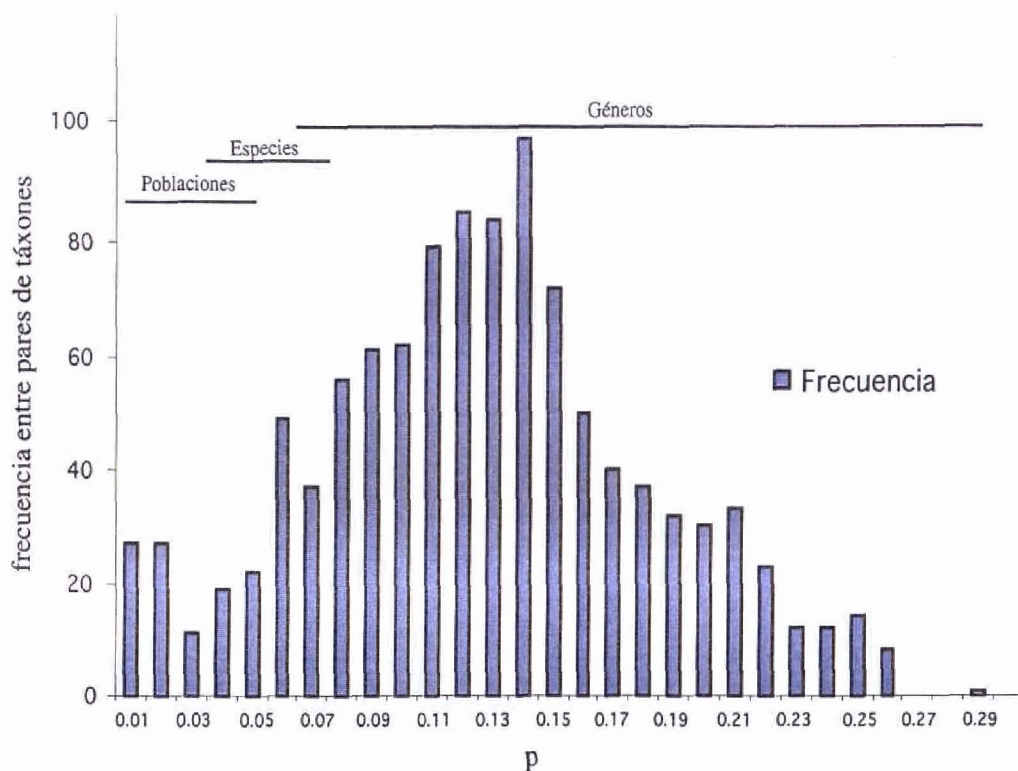


Fig. 95. Gráfica de frecuencias obtenidas del estudio de la distancia genética (p) entre pares de táxones correspondiente a las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo. Se indican los rangos de divergencia entre poblaciones, especies y géneros. Este análisis está basado en una secuencia parcial del gen mitocondrial 16SARNr.

la que presentan actualmente los géneros *Boetersiella* y *Chondrobasis*. Por otra parte, los datos que se disponen de estos ejemplares fósiles podrían corresponder a las características observadas en las especies que han sido estudiadas en este trabajo y, por tanto, estos ejemplares fósiles pertenecerían a la familia Hydrobiidae y no a la Valvatidae. La confusión entre ambas denominaciones no es nueva ya que varias especies de hidróbidos se incluyeron previamente en el género *Valvata*. Este es el caso, por ejemplo de *Valvata subpiscinalis*, designada posteriormente como especie tipo de *Neohoratia*.

En el caso que nos ocupa, no se cumplen los requisitos anteriores y, por tanto, no nos queda más remedio que consultar los escasos datos ya publicados de diferenciación genética y hacer una estimación de la edad de divergencia de este grupo de especies en base a la observada en este estudio. La molécula de ADN estudiada muestra zonas más conservadas y otras más variables. A pesar de ello, se ha considerado, a sabiendas de la inexactitud de este criterio (Avice, 1994; Hillis *et al.*, 1996), una tasa media de sustituciones, es decir, que toda ella evoluciona a un ritmo constante y, por tanto, se asume la hipótesis del reloj molecular. El valor medio de la distancia de *Hydrobia* y *Pseudamnicola*, con respecto al grupo interno, es del 12%. Este resultado contradice la asunción de partida en la cual *Hydrobia* constituye el género

más lejano a los táxones ibéricos y, por tanto, se espera que posea mayores tasas de distancia genética. Todo ello puede interpretarse considerando que alrededor de este valor del 12% se está produciendo un fenómeno de saturación que impide detectar el valor real de distancias entre los géneros anteriores y el grupo interno. La relación entre el número de transiciones frente al valor de p (Fig. 88) muestra un perfil asintótico que reflejaría esta tendencia a la saturación.

Teniendo en cuenta lo anterior y considerando el 2% como tasa general de evolución media de la mitocondria para todos los organismos (Hillis *et al.*, 1996), el periodo alrededor del cual estas especies comienzan a diferenciarse a partir de un ancestro común podría ser datado en el Mioceno reciente, aproximadamente hace 6 millones de años. Es importante apuntar que este periodo podría ser algo menor si tenemos en cuenta trabajos publicados que, sin asumir el concepto general de reloj molecular, relacionan determinados parámetros como el tamaño del cuerpo y el tiempo de generación de cada organismo con diferencias en sus tasas de evolución (Martin y Palumbi, 1993).

Relacionar los procesos de diferenciación genética estudiados con la aparición de barreras geográficas concretas y establecer hipótesis sobre el origen filogenético de este grupo de especies es difícil si no contamos con la información necesaria. Para poder aproximarse a este objetivo en el presente estudio es necesario tener en cuenta que: a) algunas de las especies peninsulares estudiadas están filogenéticamente más próximas a otras europeas que a sus "vecinas" peninsulares; b) el conjunto de las especies estudiadas forman un grupo monofilético y, c) existe un consenso general sobre el origen marino de los hidróbidos. Una posible explicación de la historia biogeográfica de estas especies puede ser entendida bajo la perspectiva del concepto de "evolución filogenética en racimo" (Williams, 1992; Bell y Foster, 1994). En este caso, un ancestro marino habría colonizado repetidas veces el medio dulceacuícola y habría generado poblaciones que se dispersarían a lo largo de las distintas cuencas fluviales de modo que, como consecuencia de procesos de interrupción de flujo genético, adaptación a determinadas condicionantes ecológicas, etc., terminarían generando especies nuevas (Perdices *et al.*, 2000). Basándonos en esta hipótesis se podría entender la mayor antigüedad de *Boetersiella* y *Chondrobasis* como producto de los primeros "pulsos" colonizadores de un hipotético ancestro marino y la distribución de *Islamia*, *Arganiella* y *Fissuria* en el área circunmediterránea como el resultado de un proceso simultáneo de colonización y adaptación a un nicho ecológico determinado, por parte de un ubicuo ancestro marino. Otra interpretación probable de la diversidad de este grupo de especies podría consistir en el hecho de que se hubiera producido una rápida y simultánea radiación que, debido a su velocidad, no puede ser detectado con un gen tan conservado como el 16SARNr. Al no disponer de información suficiente para profundizar en esta hipótesis, se la considera como una mera especulación que podría ser de utilidad en futuros trabajos sobre filogeografía

de los hidróbidos europeos.

Este estudio sólo pretende ser una hipótesis preliminar sobre las relaciones evolutivas de un conjunto de géneros europeos de la familia Hydrobiidae. En este contexto, hay que tener en cuenta las siguientes limitaciones de partida como son: i) el número de caracteres analizados es pequeño y el gen secuenciado está muy conservado, ii) se trata de un estudio pionero en Europa y, por tanto, no se cuenta con datos de referencia; iii) existe una total ausencia de datos paleontológicos, lo que dificulta aún más el cálculo cronológico de los procesos de especiación y divergencia que estos géneros han experimentado; iv) la falta de disponibilidad de ejemplares de algunos géneros europeos no permite proponer hipótesis sobre posibles fenómenos dispersivos, de vicarianza, etc. En este estudio se demuestra que el gen 16SARNr no es suficientemente variable para resolver las relaciones filogenéticas entre la mayoría de los géneros ibéricos que se ha diferenciado recientemente. Sin embargo, es eficaz cuando se analizan los niveles más internos del árbol.

VI — DISCUSIÓN

CONGRUENCIA ENTRE LA SISTEMÁTICA MORFOLÓGICA Y MOLECULAR. VALIDEZ FILOGENÉTICA DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

Es importante reseñar que la correlación entre la diversificación morfológica y la genética resultante del análisis molecular con la aparición de novedades evolutivas a nivel morfológico en las distintas poblaciones no conduce necesariamente a un proceso de especiación o de diversificación. Sin embargo, y a sabiendas de que los procesos de especiación biológica son, probablemente, mucho más complejos, se ha considerado necesario discutir de manera preliminar los caracteres más comúnmente utilizados en la sistemática de hidróbidos y de otros nuevos de posible futura aplicación al estudio de este grupo de organismos.

En general, es muy frecuente encontrar incongruencias importantes cuando se compara la filogenia obtenida de datos morfológicos y moleculares, debido a dos principales motivos: la dificultad de detectar homologías y la de asegurar la independencia de los caracteres. La fiabilidad de las topologías obtenidas a través del estudio de los caracteres morfológicos debe estar precedida por una adecuada selección de caracteres no homoplásicos (Jamieson, 1990; Abele, 1991; Harrison *et al.*, 1999). Con este propósito se pretende, en este apartado, analizar los caracteres morfológicos más empleados en la taxonomía de hidróbidos, siguiendo su evolución a través del "árbol molecular" y, de esta manera, determinar su validez filogenética. Con el fin de facilitar esta labor se ha representado gráficamente los cambios que experimentan los caracteres sobre el árbol consenso estricto resultado del análisis heurístico de parsimonia (Fig. 96). La mayoría de los rasgos que se discuten en este capítulo no figuran en el árbol debido a: a) la ausencia de información en *Hydrobia* (grupo externo) que impide identificar el estado de carácter ancestral; b) la presencia de polimorfismo en el carácter ancestral; c) la ausencia de variación del carácter; d) la existencia de un alto nivel de polimorfismos en las ramas terminales. Por estas razones y debido también a la controversia existente sobre la evolución de los caracteres morfológicos empleados habitualmente en la sistemática de hidróbidos, se ha decidido no realizar un estudio similar al realizado con las secuencias nucleotídicas para inferir las relaciones filogenéticas de este grupo de especies empleando únicamente rasgos morfológicos. El análisis realizado restringe a 17 los caracteres trazados sobre el árbol de máxima parsimonia. Siguiendo el criterio empleado en el análisis molecular se han favorecido los casos de reversión frente a los de convergencia evolutiva.

Diferentes estudios (Davis, 1978, 1979, 1980; Davis *et al.*, 1976, 1982; Davis y Pons da Silva, 1984) han sugerido que la familia Hydrobiidae (pre-1980) podría ser polifilética. Uno de los mecanismos directamente responsable de esta alta tasa de homoplasia en sus caracteres morfológicos es la miniaturización, proceso que se produce en múltiples ocasiones a lo largo de la evolución (Ponder y Lindberg, 1997) y que implica una disminución de la talla y el tamaño de determinados órganos. En los

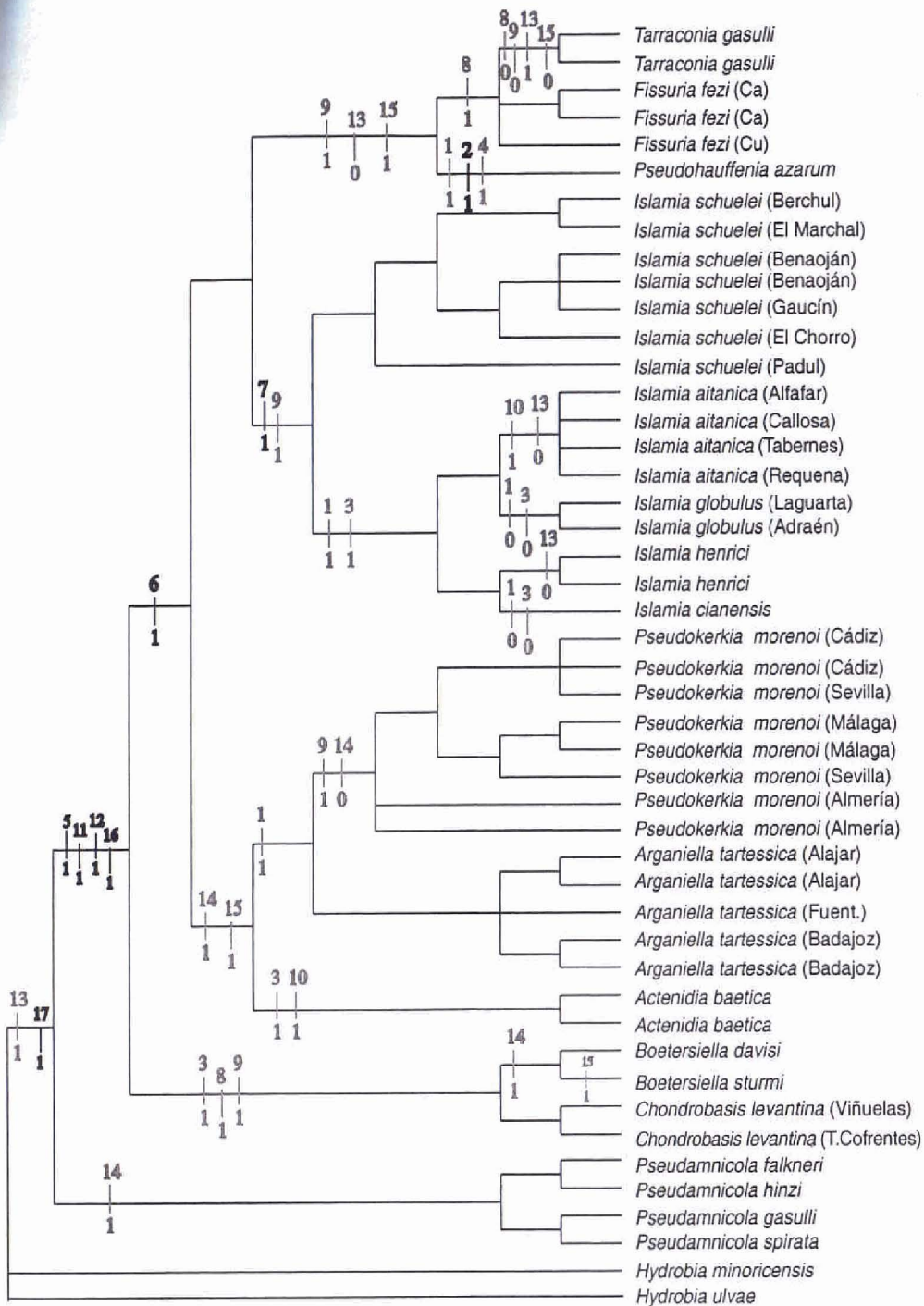


Fig. 96. Representación de los cambios de estado de los caracteres morfológicos más significativos en el árbol consenso estricto derivado del análisis heurístico de máxima parsimonia. Este árbol está basado en una secuencia parcial de gen mitocondrial 16SARNr. La barra negra implica un cambio del carácter desde un estado primitivo a otro derivado (0 → 1) y la gris representa una reversión (1 → 0) única, múltiple o un paralelismo (el carácter cambia de 0 → 1 varias veces a lo largo del árbol). El número situado encima de la barra representa el número de carácter detallado a continuación, y el situado debajo, el estado de carácter. Los rasgos analizados son los siguientes:

- 1.- Esófago recto (0) o curvo (1) en el sistema nervioso.
- 2.- Presencia (0) o ausencia (1) de ganglio pleural izquierdo.
- 3.- Presencia (0) o ausencia (1) de ctenidio.
- 4.- Presencia (0) o ausencia (1) de pigmentación corporal.
- 5.- Presencia (0) o ausencia (1) de ciego gástrico.
- 6.- Ausencia (0) o presencia (1) de plegamiento del recto en la cavidad paleal.
- 7.- Presencia (0) o ausencia (1) de bursa copulatrix.
- 8.- Presencia (0) o ausencia (1) de RS1.
- 9.- Ausencia (0) o presencia (1) de RS2.
- 10.- Ausencia (0) o presencia (1) de un receptáculo seminal doble.
- 11.- Presencia (0) o ausencia (1) de pigmentación del oviducto renal.
- 12.- Pliegue complejo (0) o sencillo (1) del oviducto renal.
- 13.- Presencia (0) o ausencia (1) de pseudopene o nódulo nucal.
- 14.- Presencia (0) ausencia (1) de lóbulo peneal.
- 15.- Pene largo (0) o corto (1).
- 16.- Oviposición de un alto (0) o bajo (1) número de cápsulas ovígeras.
- 17.- Hábitat salobre (0) o estrictamente dulceacuícola (1).

moluscos se han documentado algunos efectos que la miniaturización produce. Así, en determinadas ostras, este proceso produce inicialmente importantes cambios en el mecanismo de morfogénesis de la concha (Seilacher, 1984) de forma que, los linajes descendientes, tienen una gran cantidad de tipos nuevos y diferentes de conchas. Parece ser que la posesión de una gran talla, con las subsiguientes reversiones hacia tallas mas pequeñas se habría producido repetidas veces a lo largo de la evolución (Hanken y Wake, 1993). El diminuto tamaño de este conjunto de especies y la simplificación estructural que padecen, con fenómenos como la pérdida de estructuras (ctenidio y receptáculos espermáticos) y el plegamiento de otras (intestino, oviducto renal, etc.), podrían, por tanto, ser consecuencia de la adaptación a un determinado tipo de medio o bien a un nuevo fenómeno independiente de miniaturización (Hershler, 1985; Hershler y Longley, 1986). Algunos factores ecológicos relacionados con la miniaturización están asociados a hábitats severos y energéticamente pobres (Culver, 1982; Davis *et al.*, 1988), al tamaño de las partículas de sedimento (Rothschild, 1938; Newell, 1965; Chatfield, 1972 y Fish y Fish, 1974) y, a parasitismo (Rothschild y Rothschild, 1939). Este fenómeno, junto con el de la heterocronía ya mencionado en la introducción no han sido específicamente estudiados en esta memoria pero sus efectos subyacen, probablemente, en los rasgos anatómicos que se detallan a continuación.

Concha

Es uno de los elementos claves en malacología ya que posee una gran cantidad de caracteres empleados habitualmente, y a veces en exclusiva, en la sistemática morfológica tradicional. Por tanto, es una gran fuente de información que no debe desdeñarse, si bien debe ser tratada con precaución dependiendo del nivel taxonómico del análisis. La mayoría de los caracteres conquiológicos estudiados permiten realizar inferencias filogenéticas infragenéricas, pero no son válidos en táxones de rango superior. Así, caracteres como la forma global de la concha, el número de vueltas de espira de la concha y de la protoconcha, la forma del perfil de la abertura, la variz del extremo de la abertura, el replegamiento del labio interno sobre el ombligo y el tamaño del ombligo son caracteres útiles para diferenciar poblaciones, especies y, en algunos casos, géneros. Por el contrario, destacan el color del periostraco, la microescultura de la teleoconcha y de la protoconcha (con la excepción de *P. aurorii*) como los tres caracteres comunes de este grupo de especies. En suma, la mayoría de los caracteres conquiológicos compartidos por estas especies surgen varias veces y de forma independiente a lo largo de su evolución.

Opérculo

Los caracteres que se utilizan habitualmente, como la forma general (carácter íntimamente ligado a la forma de la abertura de la concha), la forma de la impresión

muscular de la cara interna y la posición del núcleo, son muy variables dentro de cada especie por lo que no es posible utilizarlos en el análisis filogenético. Todas estas especies, incluyendo a *Hydrobia* y *Pseudamnicola*, comparten un opérculo córneo, delgado y paucispiral.

Sistema nervioso

Presenta varias características interesantes de cara a agrupar diferencialmente a estas especies. Una de ellas es la forma que adopta el esófago a la altura del conectivo o comisura cerebral. Aunque la sinapomorfía basal de todas estas especies la constituye un esófago recto, el modelo tan plegado observado en los géneros *Pseudokerkia* y *Arganiella* constituye una novedad evolutiva en este conjunto de especies. Esta peculiar conformación del esófago es similar a la descrita en *Antillobia margalefi*, incorrectamente denominado como glándulas salivares (Altaba, 1993). Además, es necesario señalar que otras especies también presentan un esófago ligeramente curvado, como *Islamia henrici*, *I. aitanica*, *Tarraconia gasulli*, *T. rolani* y *P. azarum*, si bien éste, en ningún caso, se pliega como en los géneros anteriores. Se trata de un carácter poco estudiado y del que apenas existen datos en otros hidróbidos, pero todo apunta a que podría ser filogenéticamente válido para estudiar las relaciones intergenéricas.

La longitud de los conectivos supra y subesofágicos constituye otro de los caracteres importantes del sistema nervioso en la taxonomía supraespecífica de este grupo de moluscos dulceacuícolas. La presencia de un conectivo subesofágico muy corto o inexistente es el carácter ancestral de *Hydrobia*. Destaca *Pseudohauffenia* ya que presenta una autapomorfía basada en la pérdida del ganglio pleural izquierdo, que es sustituido por un conectivo subesofágico muy largo. Por el contrario, la longitud del conectivo supraesofágico no es un carácter filogenéticamente válido ya que el mismo estado de carácter aparece varias veces a lo largo de la evolución de este grupo, algo que ya había sido apuntado anteriormente al mencionar un cierto grado de variabilidad intraespecífica (Ponder, 1991).

Ctenidio

Son seis las especies de este grupo que carecen total o parcialmente del mismo: *I. henrici*, *I. aitanica*, *A. baetica*, *C. levantina*, *B. sturmi* y *B. davisii*. Aunque la presencia de un ctenidio bien desarrollado es el carácter ancestral en los hidróbidos, la pérdida del mismo se produce de forma independiente en varios linajes y es, por tanto, un carácter homoplásico. Algunos autores, además, argumentan que la ausencia o la presencia de ctenidio es un rasgo que varía a nivel intraespecífico (Hershler y Longley, 1986), algo similar a lo observado en *I. henrici*. Esta especie presenta una tendencia a la reducción del número de lamelas, cualidad denominada "ctenidio incompleto" y

que ha sido descrita en otras especies diminutas de hidróbidos (Giusti y Pezzoli, 1981).

La pérdida del ctenidio ha sido explicada en moluscos como consecuencia de procesos heterocrónicos de tipo paedomórfico (Ponder y Lindberg, 1997) y también ha sido asociada al cambio desde un hábitat acuático a otro terrestre o como adaptación a un modo de vida anfibio (Fretter, 1948; Ponder *et al.*, 1989), de modo que la ocupación de nichos aéreos podría originar la reducción o la pérdida de las lamelas como un proceso evolutivo de adaptación ecológica. Las especies ibéricas estudiadas viven sumergidas en el agua y también fuera de ella, en la vegetación circundante, en donde el grado de humedad es muy alto. Aunque no pueden ser consideradas como especies anfibias, sí están adaptadas a un medio "semiaéreo". En otros casos, la pérdida o la reducción del ctenidio han sido relacionadas directamente con el diminuto tamaño de algunas especies, tal y como hemos mencionado anteriormente (Fretter y Graham, 1994; Hershler y Ponder, 1998). Sin embargo, en este caso, el tamaño corporal no parece ser una causa determinante de la pérdida de esta estructura dado que todas estas especies presentan un tamaño medio diminuto (0,5-1,5 mm), por lo que es bastante improbable que dentro de este rango se den las condiciones determinantes para la pérdida de este órgano. Además, no existe relación entre tamaño y ausencia de ctenidio dado que son especies con un mayor valor de SL/SW, precisamente las que carecen de este órgano, como es el caso de *B. sturmi* y *C. levantina*. Por todo ello, se trata de un carácter convergente y no apto para ser incluido en un análisis filogenético.

Se supone que la pérdida de la capacidad respiratoria por la ausencia de ctenidio en los gasterópodos de pequeño tamaño es suplida por el epitelio de la cavidad del manto. En el caso de *Pomatias elegans* y *Acicula lineata* (Creek, 1951 y 1953), el corazón y el riñón se encuentran en un engrosamiento muy vascularizado de la pared del manto que funciona como órgano respiratorio (Fretter y Graham, 1994). También se ha sugerido que el vasto sistema vascular que tiene el riñón, el cual está separado de la cavidad del manto por un fino epitelio, pueda contribuir a la oxigenación de la sangre.

Pigmentación corporal

Se ha observado gran variabilidad en la pigmentación del epitelio externo del manto a nivel ínter e intraespecífico. Por ello, hemos de suponer que este carácter está sujeto a una gran variabilidad fenotípica, de ahí su naturaleza conflictiva en el análisis filogenético. Entre los hidróbidos peninsulares conviene destacar la total despigmentación de *P. azarum* y *I. pallida*, dos sucesos que se producen independientemente a lo largo de la evolución de estas especies. Otro área pigmentada con interés taxonómico es la cabeza. Todas las especies de este grupo tienen los lóbulos oculares pig-

mentados, con la única excepción de *I. pallida*, cuyos adultos carecen por completo de ojos. La pigmentación de la cabeza es muy variable entre estas especies. Destaca también las grandes diferencias en los modelos de pigmentación descritos en *Hydrobia ulvae* (Falniowski, 1987). El morro está casi siempre despigmentado, salvo en *Boetersiella*, *Chondrobasis*, y *Pseudamnicola*, que presentan un morro uniformemente oscuro. En *H. ulvae* también este rasgo es muy variable. La falta de pigmentación corresponde a una característica general común del resto de las especies que, sin embargo y debido a la variabilidad mencionada en el grupo externo, carece de aplicación filogenética en este estudio.

La intensidad en la pigmentación cefálica se ha relacionado con un hábitat más expuesto a la radiación solar (Ponder *et al.*, 1989). Algunas poblaciones estigobiontes cuyos individuos se adaptan a la vida hipogea acaban despigmentándose y quedando completamente ciegos (Ponder, 1966; Climo, 1974; Boeters, 1979; Bole *et al.*, 1986). Esto sucede, por ejemplo, en hidróbidos de los géneros *Belgrandiella* y *Bythinella*. Otras especies de hidróbidos de los géneros *Gocea* y *Lynhidia* presentan individuos despigmentados pero con pigmentación ocular que habitan un biotopo definido como "interlithal" y viven enterrados a medio metro de profundidad en el substrato pedregoso de manantiales (Bole y Velkovrh, 1986).

La ausencia de pigmentación externa se trataría, por tanto, de un fenómeno de convergencia asociado a la invasión de ambientes freáticos (Culver, 1982), hábitats subterráneos o ambientes con una intensidad lumínica muy baja, circunstancia que, probablemente, haya sucedido en repetidas ocasiones en el curso de la evolución de esta familia. Por eso, se podría considerar que la pérdida de la pigmentación pueda corresponder a un carácter homoplásico (Hershler y Ponder, 1998).

Sistema digestivo

Presenta un conjunto de características que le confieren un interés particular a la hora de establecer relaciones de estas especies entre sí y con otros géneros pertenecientes a la familia Hydrobiidae: a) la presencia/ausencia de ciego gástrico, b) el plegamiento del recto en la cavidad paleal, c) la distancia del ano al borde del manto, d) el tamaño relativo de las cámaras estomacales, e) el plegamiento del intestino sobre la cara dorsal del saco del estilo y f) diversas características radulares. Entre estas características destacan dos sinapomorfías de este grupo de especies que corresponden a la ausencia de ciego gástrico y la presencia de un plegamiento del recto en la cavidad paleal, este último rasgo no compartido por *Boetersiella* y *Chondrobasis*.

- a) En relación al primer carácter, algunos autores han sugerido que la presencia de este ciego es un carácter diagnóstico en la familia Hydrobiidae (Hershler, 1985) y que puede ser "pasada por alto" en ocasiones cuando este ciego es muy pequeño

(Hershler y Ponder, 1998). Sin embargo, se puede afirmar, tras el estudio de secciones histológicas del estómago, la total ausencia de esta estructura y que, por tanto, se trataría de una sinapomorfía en este grupo de especies. Por otra parte, no hay que olvidar que la validez filogenética del ciego gástrico ha suscitado recelos por parte de varios autores que consideran que no es un carácter válido para establecer diferencias a nivel supragenérico (Davis, 1982), ya que el ciego gástrico no forma un verdadero apéndice tubular sino un simple residuo del ciego espiral presente aún en el estómago de los arqueogastrópodos (Giusti y Pezzoli, 1984).

- b) El segundo rasgo interesante es el plegamiento del recto en la cavidad paleal. En este caso, el carácter —plegamiento del recto— y sus estados de carácter —plegado o no plegado— son los rasgos con auténtica información filogenética, en vez de otros estados de carácter frecuentemente utilizados, como la forma en U, en S, etc. (Hershler y Ponder, 1998). Por otra parte, el pliegue del recto tampoco puede ser relacionado con el tamaño del cuerpo y el tipo de hábitat, tal y como se ha apuntado, dada la excepción que representan *Boetersiella* y *Chondrobasis*. El recto plegado constituye, por tanto, una adquisición evolutiva de las especies que componen el grupo interno salvo estos dos géneros.
- c) El tercer carácter mencionado, la posición del ano en la cavidad paleal, sólo contiene información filogenética válida a nivel intragenérico ya que se trata de una característica que se muestra constante entre especies, salvo en *I. schuelei*, que, al tratarse de una especie con una amplia distribución y una gran variabilidad fenotípica, presenta diferencias en este carácter. Algo similar se puede afirmar del siguiente rasgo mencionado, el tamaño relativo de las cámaras anterior y posterior del estómago y el del saco del estilo, ya que son características morfométricas que varían incluso entre ejemplares de la misma población.
- d) La cámara anterior del estómago es siempre igual o ligeramente mayor que la posterior, tal y como sucede en la mayoría de los hidróbidos (Davis y Pons da Silva, 1984; Davis y Mazurkiewicz, 1985; Altaba, 1993); sólo en *P. azarum* es notoriamente mayor.
- e) El plegamiento del intestino sobre la cara dorsal del saco del estilo es un carácter que está presente en todas las especies (incluyendo al grupo externo). Ello ha sido interpretado como una consecuencia de su tamaño diminuto o de la presencia en un ambiente freático o cavernícola de determinadas especies (Hershler y Longley, 1986). No se trata, por tanto, de un rasgo con utilidad filogenética.
- f) La rádula es una estructura del sistema digestivo anterior que contiene mucha información filogenéticamente útil, fundamentalmente la relacionada con los caracteres del diente central: su longitud, su forma, el número de cúspides basales, la distancia entre las mismas, el número de dentículos, la forma de la lengua

basal, la forma del margen superior del diente central, la orientación de sus cúspides basales y el número de denticulos o cúspides de los dientes marginales internos y externos.

La longitud de la rádula es un carácter que se utiliza raramente y del cual existe poca información. En este caso, no se conocen datos de su tamaño en el género *Hydrobia* y, por tanto, no se han podido polarizar los caracteres. En este estudio se revela una cierta uniformidad que puede ser útil para comparar algunos géneros. El clado definido por *Tarraconia*, *Fissuria* y *Pseudohauffenia* posee una rádula de longitud mediana, en cambio, los demás, exceptuando *Islamia* para la cual existe bastante variabilidad, presentan una rádula larga. Tanto la forma y la posición de la rádula respecto al bulbo bucal como la forma trapezoidal del diente central que presentan todas estas especies sin excepción representan los caracteres más ancestrales en esta familia (Hershler y Ponder, 1998). Según el número de cúspides basales del diente central, podemos distinguir dos conjuntos de especies: las que tienen una sola cúspide basal en el diente central —*Pseudokerkia*, *Boetersiella*, *Fissuria*, *Tarraconia*, *Chondrobasis*, *Actenidia*, *I. globulus* e *I. ateni*—, y las que presentan dos —*Pseudohauffenia*, *Arganiella* y el resto de las islamias—. Tanto en las pseudamnícolas peninsulares como en el resto del grupo interno apenas existe variabilidad intragenérica en este carácter (sólo en el género *Islamia*), y ello a diferencia de otros géneros de hidróbidos, como *Hydrobia*, que puede presentar una o dos cúspides (Giusti y Pezzoli, 1984) y *Phreatodrobia* (Hershler y Longley, 1986). Esta diversidad intragenérica se ha justificado como consecuencia de procesos adaptativos a diferentes tipos de alimento o formas de alimentarse (Davis y McKee, 1989). Aunque este rango de variación invalida este carácter como marcador filogenético, en el presente estudio ha sido útil para caracterizar la mayoría de los géneros.

Otros caracteres de la rádula presentan una gran variabilidad intragenérica, entre ellos la forma de la lengua basal, la forma del margen superior del diente central y la orientación de sus cúspides basales. La mayoría de las especies presentan una lengua basal ancha con forma de V, el margen superior del diente central suavemente excavado y las cúspides basales orientadas verticalmente o hacia el borde exterior, aunque en *Pseudohauffenia azarum* apuntan hacia la lengua basal, carácter que debe ser confirmado con más observaciones. Hay generalmente cinco denticulos adyacentes en el diente central y sólo en el clado definido por *Boetersiella* y *Chondrobasis* este número asciende hasta siete. La forma del margen superior del diente central y la orientación de la cúspide basal interna del diente central son caracteres nuevos que no habían sido utilizados previamente en la sistemática de hidróbidos. Ambos se muestran muy variables, por lo que no parecen constituirse como caracteres filogenéticamente útiles.

El número de cúspides de los dientes marginales internos y externos no es constante dentro de la misma rádula sino que presenta una cierta variación. Tal y

como sucede en la mayoría de los hidróbidos, todos los dentículos del diente marginal interno y externo son del mismo tamaño.

Sistema genital masculino

Al igual que el femenino, está compuesto por un gran número de caracteres que nos permite comparar a este conjunto de especies. Dentro de este complejo de órganos algunos, como la próstata, no presentan apenas variación interespecífica. Su forma, su posición, los puntos de entrada y de salida de los diferentes vasos, su pigmentación, etc. son similares en todas estas especies. El porcentaje de este órgano incluido dentro de la cavidad paleal es muy variable y no es considerado como un buen carácter filogenético (Hershler y Ponder, 1998). Tampoco se han observado variaciones en la forma y el número de los lóbulos testiculares ni en la forma ni el tamaño general del testículo.

El pene es el órgano del sistema genital masculino que contiene más información. Los caracteres que se estudian son los siguientes: a) su forma general, b) la presencia/ausencia de lóbulo peneal y su naturaleza glandular c) la posición y tamaño de dicho lóbulo, d) la diferencia entre la anchura de la base y del extremo distal del pene, e) la forma de la parte distal del pene, f) el tamaño relativo del pene respecto a la cabeza, g) su pigmentación y, h) la trayectoria del conducto peneal.

- a) La forma general del pene es un carácter constante dentro de cada especie, compartido por todas los géneros estudiados: consiste en un pene que se va estrechando progresivamente desde la base hasta el ápice. Este modelo se presenta en muchas especies de hidróbidos que no están directamente relacionados y se trata, por tanto, de un carácter convergente.
- b) La ausencia de lóbulo glandular en el lado cóncavo del pene es un carácter primitivo en los Rissooidea que comparten las especies del grupo externo *Hydrobia* y *Pseudamnicola* (Giusti y Pezzoli, 1982; Boeters, 1988). Tal y como se mencionó en la diagnosis de este grupo de especies, no se ha observado ninguna estructura glandular tras el estudio histológico del pene. Éste está compuesto de tejido muscular y de espacios hemocélicos (Fig. 79H). Es probable que, las áreas o "arrugas glandulares" descritas en el género *Islamia* no sean más que pliegues musculares (Giusti y Pezzoli, 1984: figs. 2-5). Lóbulos no glandulares también están presentes en *Hydrobia*. En las especies peninsulares, la ausencia de un lóbulo peneal se produce varias veces de forma independiente, concretamente en *Pseudamnicola*, *Actenidia*, *Arganiella* y *Boetersiella*. En *Pseudokerkia* se produce una reversión al carácter ancestral (presencia de lóbulo). Se trata, por tanto, de un rasgo con escasa utilidad filogenética.

- c) La posición del lóbulo, basal, medio o subapical, es útil para diferenciar géneros, pero no permite realizar inferencias filogenéticas a nivel supragenérico. El tamaño de este lóbulo en relación al tamaño del pene (longitud del lóbulo peneal/longitud del pene) puede verse alterado por factores externos, fundamentalmente por la calidad de la fijación del ejemplar.
- d) La diferencia entre la anchura de la base y del extremo distal del pene puede cambiar entre las especies de un mismo género, tal y como sucede en algunas especies de *Hydrobia* (Hershler y Holsinger, 1990). Este polimorfismo en el grupo externo imposibilita el estudio de la evolución de este carácter en el árbol filogenético. En las especies peninsulares que presentan una base ensanchada (*Pseudohauffenia*, *Boetersiella* y *Chondrobasis*) este carácter se mantiene constante en todas las poblaciones.
- e) La morfología de la parte distal del pene, afilada o redondeada, no debe ser considerada un buen carácter taxonómico, pues en observaciones realizadas en ejemplares vivos se aprecia como la punta del pene cambia continuamente de una forma a otra. Además, las condiciones de la fijación del ejemplar podrían resultar también claves para la determinación de este carácter.
- f) La longitud del pene (siempre en función de la longitud cefálica) puede llegar a presentar una gran variabilidad intra e interpoblacional, tal y como se refleja en el rango de variación de algunas de las especies estudiadas. En base únicamente a los valores medios, podríamos separar dos grandes grupos: el formado por aquellas especies o géneros con el pene igual o más largo que la cabeza —*Hydrobia*, *Pseudamnicola*, *Islamia*, *Chondrobasis*, *Tarraconia* y *B. davisii*— y, el de penes más cortos —*Actenidia*, *Arganiella*, *Pseudokerkia*, *Fissuria*, *Pseudohauffenia* y *B. sturmi*—. Cabe destacar la uniformidad de este carácter en el nivel infragenérico (excepto en *Boetersiella*). La presencia de penes cortos se produce repetidas veces a lo largo del árbol y por tanto, es un carácter conflictivo en el análisis filogenético.
- g) La pigmentación del pene presenta tres modelos básicos: penes despigmentados, penes con pigmento de color negro y penes con pigmentación naranja o pardo rojiza. Se trata de un carácter que no se utiliza en los estudios sistemáticos de hidróbidos debido, fundamentalmente, a la gran variabilidad fenotípica que presenta la pigmentación corporal, tal y como se ha mencionado anteriormente. En este grupo de especies existe variabilidad intragenérica e intraespecífica y, solamente en *Boetersiella*, *Chondrobasis* y *Pseudohauffenia*, el pene está siempre despigmentado. Cabe destacar la pigmentación pardo rojiza de la mayoría de los ejemplares estudiados de *I. henrici* y de algunos de *I. pallida*, la cual, y excepcionalmente, se localiza en la mitad basal del pene. Por lo general, cuando existe pigmentación en el pene, ésta se reparte a todo lo largo del mismo (por ej.: *I. globulus*) o bien se localiza en su mitad apical (en *Pseudokerkia*).

- h) En casi todas las especies estudiadas, el conducto peneal ondula suavemente en la base del pene y discurre recto en el resto de forma similar a lo descrito en la mayoría de las especies de la familia Hydrobiidae y algunas de la familia Pomatiopsidae (Davis, 1979: fig. 10).

Sistema genital femenino

El estudio de los distintos aspectos de la genitalia femenina muestra poca congruencia entre los resultados obtenidos de la sistemática morfológica y la molecular. Los caracteres más relevantes son: (a) la presencia/ausencia de bursa copulatriz y receptáculos seminales, (b) la forma y el tamaño de la bursa copulatriz y de su conducto, (c) la presencia/ausencia de pigmentación en el oviducto renal, (d) las variables morfométricas que resultan de la relación entre la bursa copulatriz, su conducto y el oviducto paleal, (e) el plegamiento del oviducto renal, (f) el estrechamiento del oviducto paleal, (g) la presencia de una tercera glándula en el oviducto paleal y (h) la presencia/ausencia de un nódulo nual o un pseudopene.

- a) La presencia/ausencia de los reservorios espermáticos en los hidróbidos, su posición, su número, su forma y su función son los caracteres más relevantes de la genitalia femenina empleados en la sistemática morfológica. La conjunción de una bursa y un receptáculo seminal constituye el rasgo más primitivo de esta familia y es compartido por *Hydrobia* y *Pseudamnicola*. En las especies peninsulares este carácter es útil a nivel genérico, si bien se observan muchas variaciones a este modelo ancestral. Tales variaciones son, de forma esquemática: sólo una BC: *Tarraconia*; BC+RS1: *Arganiella*; BC+RS1+RS2 interno: *Pseudokerkia*; BC+RS1+RS2: *Fissuria*; BC+ RS1 doble: *Actenidia*; BC+RS2: *Boetersiella*, *Chondrobasis* y *Pseudohauffenia* y, por último, RS1+RS2: *Islamia*. Cualquier interpretación parsimoniosa de estos cambios, tanto si se considera únicamente la presencia/ausencia de ambas estructuras como si se tiene en cuenta además la posición de los receptáculos sobre el oviducto renal, requiere de un gran número de procesos de adquisición y de reversión a lo largo del árbol filogenético obtenido. Además, y en relación con la ausencia de reservorios espermáticos, se ha podido comprobar, tras el estudio histológico de la genitalia anterior femenina, que: *Tarraconia gasulli* suple la ausencia de RS con el almacenamiento de esperma en el lazo del oviducto renal, tal y como sucede en *Fontigens nickliniana* (Hershler y Holsinger, 1990), *Hydrobia truncata* (Hershler y Davis, 1980) y en el género *Trochydrobia* (Ponder *et al.* 1989), y que ni la glándula del albumen ni el conducto de la bursa asumen las funciones de reservorio de esperma en ninguna de estas especies.

En resumen, el hecho de que la pérdida/adquisición de receptáculos seminales se haya producido varias veces a lo largo de la evolución en taxa no estrecha-

mente relacionados de gasterópodos prosobranquios y que diferentes estructuras hayan asumido la misma función, indican que estamos ante un caso de convergencia evolutiva y que estos caracteres anteriores no tienen ninguna relevancia filogenética.

- b) La bursa copulatrix es ovalada en la mayoría de las especies peninsulares aunque exista diversidad a nivel intraespecífico. Esta característica, empleada frecuentemente en el análisis filogenético, ha sido cuestionada por varios autores (Haase, 1996 y Hershler y Ponder, 1998) bajo el argumento de que la forma de la BC no debe ser considerada porque varía en función de la cantidad de esperma que contiene. Sin embargo, se ha podido comprobar que hembras recogidas en diferentes meses del año presentaban un mismo tipo de BC, por lo que no parece que exista una relación directa entre la forma y la cantidad de esperma contenido. En cambio, sí se han observado importantes diferencias de tamaño en la bursa copulatrix de hembras adultas de una misma población recogidas en la misma fecha, datos que se reflejan en los coeficientes de variación de las tablas de medidas de la genitalia femenina de cada especie. Ambos caracteres, por tanto, no son rasgos filogenéticamente válidos, incluso a nivel interespecífico.
- c) La ausencia de pigmentación del oviducto renal se puede interpretar como una sinapomorfía de las especies del grupo interno. Se trata, probablemente, de un carácter ancestral de esta familia que poseen los géneros *Hydrobia* y *Pseudamnicola*.
- d) Los caracteres morfométricos analizados de la genitalia femenina tampoco contienen información filogenética útil en el nivel supragenérico: el tamaño relativo de la bursa copulatrix respecto al oviducto paleal, el del conducto de la bursa respecto a la propia bursa y la relación entre la longitud de la glándula del albumen y la cápsula glandular. Sin embargo, son interesantes cuando se comparan poblaciones y especies.
- e) La forma plegada del oviducto renal ha sido empleada como un carácter útil en los análisis filogenéticos (Ponder *et al.*, 1993; Hershler, 1994). Sin embargo, estos mismos autores, al estudiar este carácter en las especies genéticamente determinadas del género *Fluvidona*, han afirmado que este rasgo está sujeto a una gran variabilidad intraespecífica (Ponder *et al.*, 1994) y que incluso podría estar relacionado con el tamaño corporal (Hershler y Longley, 1986). En estas especies este carácter se muestra uniforme dentro de cada población y, generalmente, corresponde a un giro de 360°, en oposición al complejo pliegue del oviducto de *Hydrobia* y *Pseudamnicola*. Por tanto, la simplificación del oviducto renal podría tratarse, o bien de una sinapomorfía de este grupo de especies o bien, y de acuerdo con algunos autores, de una simplificación estructural debido a su diminuto tamaño.

- f) El acusado estrechamiento de la zona media del oviducto paleal que presenta *P. aurorii* y que había sido descrito como característico del género *Neohoratia* (Boeters, 1988) no tiene ningún significado filogenético sino que está relacionado con el rasgo homoplásico que define la forma del plegamiento del recto en la cavidad paleal.
- g) El estudio de múltiples secciones histológicas del oviducto paleal realizadas en estas especies permite observar una tercera glándula, además de la del albumen y la cápsula glandular, que se tiñe de forma diferente. Ésta es de naturaleza desconocida y corresponde, probablemente, a la denominada glándula ingestiva ("ingesting gland") (Fretter y Graham, 1994). La existencia de varias zonas de diferente naturaleza glandular en el oviducto paleal ha sido documentada en géneros como *Fluviopupa* (Ponder, 1982) y *Pyrgulopsis* (Hershler, 1994). Estas áreas se rebelan diferentes tras el empleo de tinciones tricrómicas (Hershler y Ponder, 1998). En la actualidad éste es un rasgo que no se estudia ni se describe, de ahí que se desconozca la utilidad de su empleo en el estudio de la sistemática de esta familia.
- h) La presencia de un nódulo nuczal o de un pseudopene en las hembras de algunas especies es una característica que había sido ya descrita en varias especies de la familia Hydrobiidae. En este grupo de especies sólo las hembras de *Fissuria fezi* presentan un auténtico pseudopene, mientras que las de *I. aitanica*, *I. henrici*, *I. pallida* y *P. azarum* tienen un nódulo nuczal. *Hydrobia ulvae* es, junto a *F. fezi*, el único hidrobido conocido que presenta un pseudopene. La opción más parsimoniosa de cambios en el árbol implica que la presencia de éste rasgo se debe a un caso único de reversión evolutiva. Sin embargo, si consideramos que los nódulos nucuales son consecuencia de los mismos factores ambientales y los agrupamos con el anterior rasgo, se concluiría que: dada la estrecha relación entre este carácter y el medio y la presencia de este carácter en otros géneros que no están directamente relacionados con las especies peninsulares, se trataría, por tanto, de un rasgo convergente y sin significación filogenética.

En resumen, existe una clara monofilia en el grupo de especies estudiado en este trabajo confirmada con los caracteres moleculares (detallado en el capítulo correspondiente) y el conjunto de caracteres morfológicos que forman la sinapomorfía basal de este clado. Estos últimos son cuatro: la ausencia de ciego gástrico, la pérdida de pigmentación del oviducto renal, el plegamiento sencillo de este oviducto y la ovoposición de un bajo número de cápsulas ovígeras. Se trata del único nodo bien definido ya que el resto presenta, mayoritariamente, caracteres convergentes. Por otra parte, la ausencia de bursa copulatrix constituye la única sinapomorfía que confirma a todas las especies de *Islamia*. Este estudio confirma la dificultad de realizar

filogenias basadas únicamente en rasgos morfológicos con los datos actualmente disponibles de los hidróbidos europeos y la existencia de dos niveles de análisis distintos y complementarios: el derivado del estudio de su constitución genotípica y fenotípica.

OTROS RASGOS DE INTERÉS BREVEMENTE TRATADOS EN ESTE ESTUDIO

Dimorfismo sexual

No se ha observado dimorfismo sexual en este grupo de especies en relación a la talla de los individuos, tal y como se ha descrito en algunas especies de moluscos en las que las hembras presentan un aumento de talla debido al mayor tamaño de la genitalia femenina en la época pre-reproductiva (Davis *et al.*, 1988).

Desarrollo larvario

Aunque el estudio de la biología del desarrollo de este grupo de especies excede los objetivos de esta Tesis, se ha considerado necesario realizar una pequeña introducción al tipo de desarrollo que presentan prácticamente todos los hidróbidos (incluidas las especies estudiadas). El desarrollo de una cápsula ovígera que contiene un embrión que se alimenta a expensas de su propio vitelo o de otros nutrientes intracapsulares se denomina desarrollo lecitotrófico (Thorson, 1946, 1950). Si tal y como sucede en estas especies, el ejemplar que eclosiona de la cápsula es ya un juvenil bentónico, se habla de desarrollo directo (en sentido amplio) o lecitotrófico intracapsular. Este modelo, si bien produce un menor número de descendientes, aumenta las probabilidades de supervivencia ya que se elimina la fase planktotrófica, en donde la mortalidad es muy elevada (Calvo, 1999). Por el contrario, la capacidad de dispersión de los juveniles bentónicos se reduce significativamente en relación a la de las larvas planctónicas. Por otra parte y unido al fenómeno de la miniaturización anteriormente mencionado, se han descrito modificaciones en el porcentaje de fecundación y en el tamaño de los huevos en individuos de talla diminuta, de manera que se generan huevos de mayor tamaño que incorporan en su interior estadios larvarios e incluso juveniles (Hanken y Wake, 1993). En casos extremos esta condensación de la ontogenia ancestral produce puestas que son estructuralmente adultas y que, por tanto, proporcionan una transición sencilla hacia la miniaturización. Este desarrollo directo es característico de muchos táxones de animales diminutos.

Hydrobia ulvae deposita una masa gelatinosa de huevos que puede contener hasta más de 40 cápsulas. En el género *Pseudamnicola* también se han observado con-

chas que tenían adheridas en la última vuelta unas masas gelatinosas conteniendo un número elevado de huevos. Sin embargo, las especies estudiadas en el presente trabajo depositan cápsulas ovígeras de forma aislada que, en varias ocasiones, se han observado encajadas en el interior del ombligo de las conchas de algunas especies como en *A. tartessica*, *T. gasulli*, etc. Normalmente, sólo se encuentra una cápsula en el ombligo, pero en ocasiones se han observado hasta tres. Estas cápsulas son esféricas, carecen de quillas y están presentes tanto en machos como en hembras. En una sola ocasión se recogieron unas cápsulas adheridas a la vegetación (Fig. 4F). La posibilidad de encontrar cápsulas ovígeras adheridas a la concha de ejemplares adultos de ambos sexos ya se ha descrito en otras especies, como en *Ascorhis victoriae* (Ponder *et al.*, 1988) e *Hydrobia buccinoides* (Bell y Burn, 1979).

El tipo de desarrollo de una especie es además clave para determinar otro tipo de caracteres que se emplean habitualmente en la sistemática de hidróbidos, como son los asociados a la protoconcha. Así, el modelo anteriormente descrito produce ejemplares con protoconchas con pocas vueltas de espira (0,5-1,5), también denominadas paucispirales, con perfil romo, con una suave microescultura y sin coloración (Lima y Lutz, 1990). Por otro lado, las implicaciones filogenéticas de la adquisición de uno u otro modelos de desarrollo han sido ampliamente discutidas. Actualmente se admite que el desarrollo directo ha evolucionado de forma independiente en los diferentes linajes de gasterópodos, de forma que la variabilidad entre los dos grandes modelos generales (planctotrofía y lecitotrofía) se produce, incluso, dentro de un mismo género (Calvo, 1999). En consecuencia, los efectos de la dependencia de caracteres y la convergencia evolutiva que este tipo de desarrollo acarrea apuntan a que es necesario utilizar estos caracteres con precaución en el análisis filogenético.

No conocemos el tiempo que el esperma permanece en la hembra una vez que ha sido transferido por el macho, pero hemos observado hembras con esperma en el interior de su genitalia en todas las estaciones del año. En otros gasterópodos se han descrito diferentes tiempos de almacenamiento del esperma, como en *Littorina scutulata* con un tiempo superior a 30 días (Buckland-Nicks, 1973). Las especies de los géneros *Pristinicola* y *Taylorconcha* (Hydrobiidae, Litoglyphinae) parecen tener un ciclo anual en el que la mayoría de los adultos mueren a finales del invierno o a principios de la primavera, después de la puesta de los huevos. Este comportamiento parece ser independiente de las condiciones climáticas. En *Hydrobia ulvae*, la puesta se produce durante las dos primeras semanas de junio y estos mismos ejemplares están preparados para reproducirse desde finales de septiembre a principios de octubre (Davis *et al.*, 1988). Los cápsulas ovígeras, conteniendo un único embrión cada una, se depositan individualmente bajo piedras y en sitios protegidos; los juveniles recién eclosionados empiezan a aparecer a partir del mes de abril (Hershler *et al.*, 1994).

BIOGEOGRAFÍA

La distribución geográfica de las poblaciones de hidróbidos estudiadas en la península Ibérica es muy poco uniforme. Se ha constatado la ausencia de poblaciones en Portugal y en las islas Baleares y la heterogénea distribución de las mismas dentro del territorio español, con una tendencia a la concentración de estas especies en el área circunmediterránea. Así, existen grandes áreas en donde no se ha encontrado ninguna población —noroeste y prácticamente todo el centro peninsular—, y otras “densamente” pobladas —Andalucía oriental y el levante peninsular (Fig. 97)—.

La diversificación encontrada en Andalucía oriental es mayor que la encontrada en Andalucía occidental. En los sistemas Béticos se da una fragmentación territorial que conlleva la existencia de múltiples sierras y sistemas montañosos con características propias como son la sierra norte gaditana, la Serranía de Ronda, las sierras subbéticas cordobesas, la sierra de Gádor, las sierras del levante almeriense, la sierra de Cazorla, Sierra Nevada y sierras adyacentes. En cada una de estas sierras se han encontrado poblaciones de hidróbidos. Referente a Andalucía occidental, se han encontrado poblaciones nuevas en Sierra Morena y sierras adyacentes: en la sierra de Aracena (Huelva), sierra norte de Sevilla, y en las sierras de Córdoba y Andújar. La siguiente zona con mayor número de poblaciones es el este costero peninsular. En esta zona la aparición de estas poblaciones no está tan asociada a sierras y zonas montañosas sino a

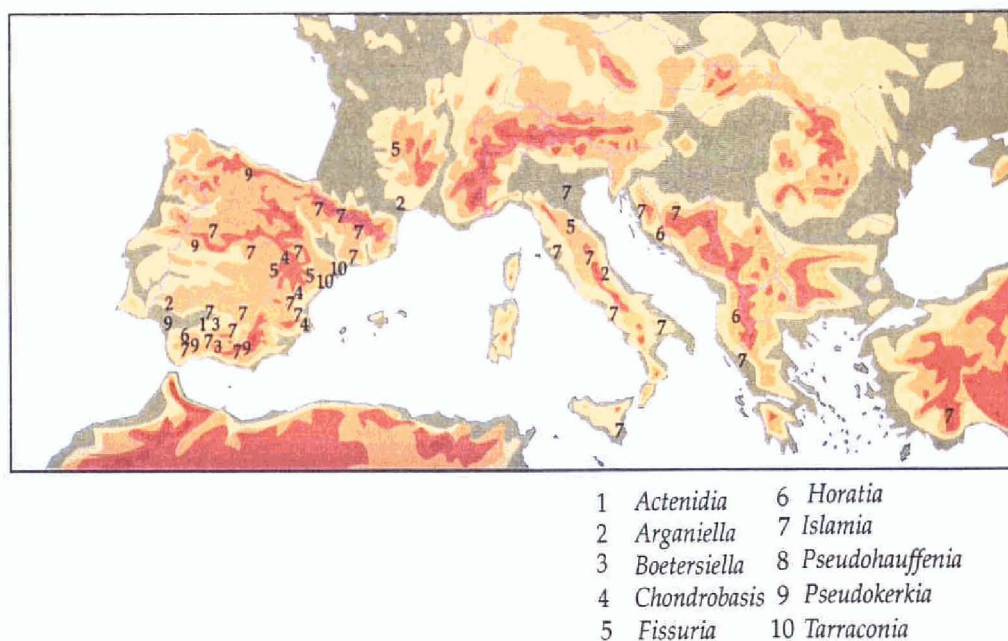


Fig. 97. Distribución geográfica actual de los géneros de hidróbidos valvatiformes en la península Ibérica. Se representan también aquellos géneros no endémicos de la Península y sus correspondientes poblaciones europeas.

medios que están, a menudo, alterados por la acción del hombre. El aprovechamiento del agua para la agricultura y para el consumo humano permiten mantener algunos hábitats en un estado "seminatural" lo que asegura la supervivencia de las poblaciones. Otras, en cambio, se encuentran profundamente alteradas (Figs. 98 B-C).

Aparentemente, las poblaciones de los hidróbidos estudiadas en el presente trabajo se encuentran separadas por muchos kilómetros de forma que, su capacidad de dispersión y por tanto, el flujo genético entre éstas es, en principio, improbable. De ello se deduce que estas fuentes, manantiales, etc. deberían ser lugares en donde se observaran procesos de especiación. Sin embargo, parece evidenciarse una cierta contradicción entre esa aparente vicarianza observada en la distribución de casi todas estas especies y en su escasa distancia genética constatada en el análisis molecular. Una forma de explicar este hecho pasa por cuestionarse, realmente, la existencia o no de flujo genético entre estas poblaciones:

- a) Se podría suponer que el flujo genético entre poblaciones no está interrumpido y, por tanto, se mantiene una cierta cohesión genética. En este caso, habría que conocer los mecanismos de dispersión de las poblaciones de este grupo de especies, aunque es muy probable que estos movimientos sean de baja intensidad de forma que sus consecuencias en el genoma de la población foránea sea mínimo. Además, para que el genoma de un individuo pueda "integrarse" en una nueva población de acogida es necesario que se den dos condiciones: 1) que se adapte a las condiciones del nuevo medio y 2) que se reproduzca con éxito. De todos los métodos de dispersión citados en hidróbidos, el más común es el accidental mediante vectores animales (Ponder, 1982) como mamíferos y aves. Otros medios más inusuales lo constituyen la comunicación de sistemas acuáticos subterráneos, las inundaciones y la dispersión aérea por el viento (Ponder *et al.*, 1989). Otra forma de transmisión genética interpoblacional lo constituye los procesos de extinción y recolonización de hábitats el cual, se ha supuesto más eficaz que los propios mecanismos de dispersión (Slatkin, 1985).
- b) La alternativa contraria al apartado anterior implicaría que las distintas poblaciones de una misma especie han quedado fragmentadas y, se ha interrumpido el flujo genético entre ellas. Estas pequeñas poblaciones, experimentarían, con el tiempo, la diferenciación de sus genomas por la propia deriva genética, incluso en ausencia de diferentes presiones selectivas (Cohan, 1984). El hecho de no observar grandes divergencias entre los táxones estudiados podría explicarse debido a procesos recientes de diferenciación que, por tanto, no serían fácilmente detectado a través del estudio del 16SARNr.

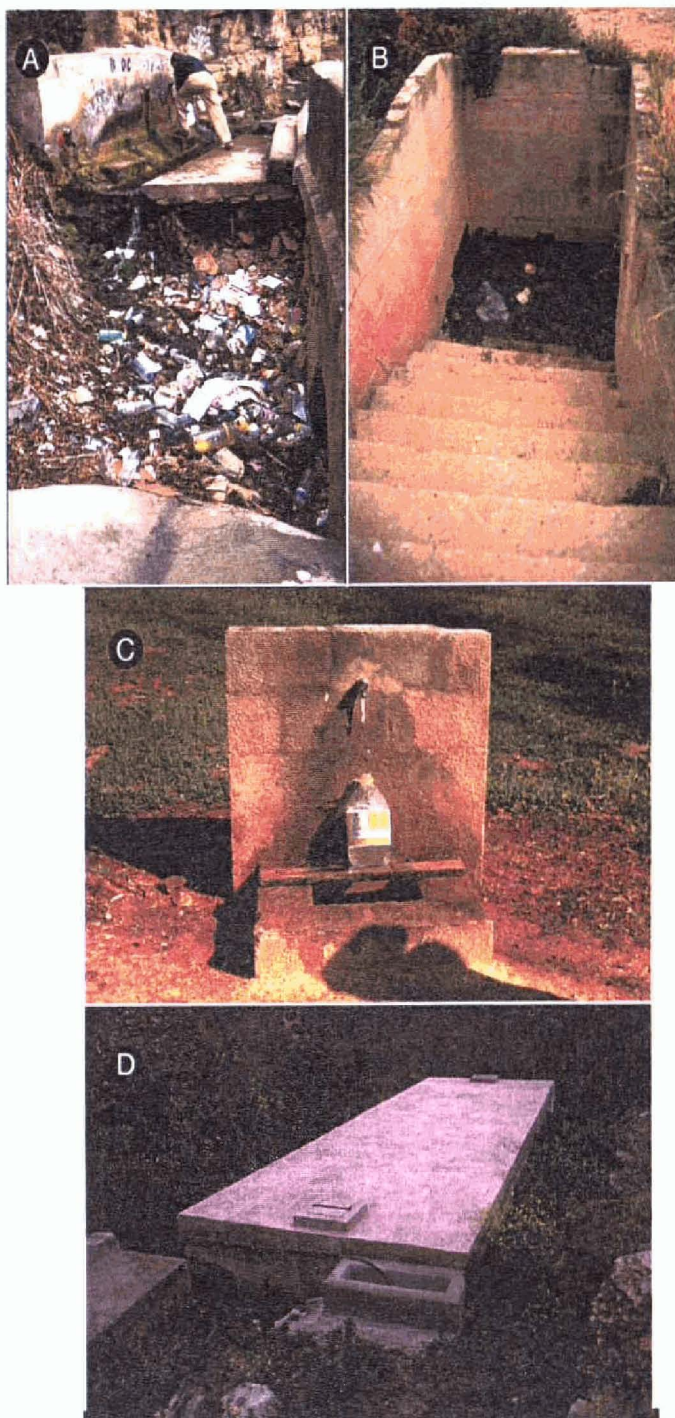


Fig. 98. Hábitats deteriorados. A. Fuente con basura en Lérida, cerca del Balneario de San Vicente, Seo de Urgell. B. Agua con vertidos contaminantes en Benifaió, Valencia. C. Fuente con grifo en Valencia. D. Balsa cementada en El Marchal de Antón López, Almería.

CONSERVACIÓN

La península Ibérica ha mostrado ser un área geográfica de gran diversidad en cuanto a la presencia de moluscos hidróbidos, sólo comparable en Europa a la descrita en la península Balcánica (Radoman, 1983), que es el área geográfica con mayor núme-

ro de endemismos. En Italia, otro país europeo cuya fauna está bien conocida, el número de especies y géneros descritos es mucho menor.

El hábitat natural de estos pequeños hidróbidos lo constituyen las fuentes, los manantiales, regatos, etc., es decir, todos aquellos medios acuáticos que no se secan a lo largo del año y que mantienen un flujo de agua limpia, constante y no muy intenso. En estos lugares viven entre los granos de arena (medio intersticial), sobre la vegetación, piedras o plásticos caídos en el fondo de las fuentes o semisumergidos y se alimentan de detritos vegetales y algas microscópicas.

La mayoría de las poblaciones estudiadas viven en hábitats ricos en diversidad biológica pero muy vulnerables y sujetos a constantes modificaciones debido, fundamentalmente, a la fuerte presión humana ejercida como consecuencia de su cercanía o integración en zonas urbanas. En un periodo no superior a 15 años se ha constatado la desaparición de algunas de estas poblaciones y el deterioro de otras muchas. La acumulación de residuos (Fig. 98A); el vertido de elementos contaminantes como carburantes, etc. (Fig. 98B); el reemplazamiento de surgencias naturales por fuentes con grifo y, la cementación de balsas y pilones (Fig. 98D), son, actualmente, las causas más comunes de extinción de los hidróbidos en la península Ibérica. Además, la falta de información y divulgación de la importancia de estos medios como centros de diversidad biológica de un gran número de organismos hacen necesario, por tanto, proponer medidas de conservación de estos hábitats y de sus residentes que son, en definitiva, elementos de una cadena trófica necesaria.

VII — CONCLUSIONES

1.- Se presenta por primera vez en Europa un estudio integral de un grupo de pro-sobranquios de la familia Hydrobiidae. En este trabajo se incluye el estudio de un grupo de especies, mayoritariamente valvatiformes, a través del análisis detallado de sus características anatómicas, morfométricas y el estudio parcial de un gen mitocondrial. Las técnicas empleadas son variadas e incluyen las habitualmente utilizadas en taxonomía (microscopía óptica y electrónica de barrido, histología, análisis estadísticos) y moleculares (secuenciación del ADN mitocondrial).

2.- El estudio llevado cabo en un amplio número de localidades en la península Ibérica, confirma la existencia de 155 poblaciones de hidróbidos pertenecientes al grupo de especies anteriormente mencionado. Todo ello se concreta en la descripción de un gran número de nuevos táxones (géneros y especies), y en la redescipción y subsiguiente reclasificación de otros ya conocidos. La clasificación que se propone en este trabajo modifica sustancialmente aquella propuesta por Boeters (1988) y se presenta de forma comparada en la siguiente tabla:

Tabla 121. En la columna de la izquierda se muestra la clasificación propuesta por Boeters (1988) y Boeters y Rolán (1988) para los hidróbidos valvatiformes peninsulares y en la de la derecha se expone la nueva clasificación (* probablemente *Pseudokerkia morenoi*).

Género <i>Neohoratia</i> Schütt, 1961	Género <i>Islamia</i> Radoman, 1973
<i>Neohoratia globulus</i> (Bofill, 1909).....	<i>Islamia globulus</i> (Bofill, 1909)
<i>Neohoratia globulus globulus</i> (Bofill, 1909)	<i>Islamia globulus globulus</i> (Bofill, 1909)
<i>Neohoratia globulus lagari</i> (Altimira, 1960)	<i>Islamia globulus lagari</i> (Altimira, 1960)
<i>Neohoratia ateni</i> (Boeters, 1969)	<i>Islamia ateni</i> (Boeters, 1969)
<i>Neohoratia</i> (?) <i>coronadoi</i> (Bourguignat, 1870)	<i>Islamia</i> (?) <i>coronadoi</i> (Bourguignat, 1870)
<i>Neohoratia schuelei</i> (Boeters, 1981).....	<i>Islamia schuelei</i> (Boeters, 1981)
.....	<i>Islamia pallida</i> n. sp.
.....	<i>Islamia henrici</i> n. sp.
.....	<i>Islamia aitanica</i> n. sp.
Género <i>Fissuria</i> Boeters, 1981	
<i>Neohoratia</i> (?) <i>fezi</i> (Altimira, 1960)	<i>Fissuria fezi</i> (Altimira, 1960)
.....	Género <i>Tarraconia</i> Ramos y Arconada, 2000
<i>Neohoratia</i> (?) <i>gasulli</i> (Boeters, 1981)	<i>Tarraconia gasulli</i> (Boeters, 1981)
.....	<i>Tarraconia rolani</i> Ramos y Arconada, 2000
.....	Género <i>Pseudohauffenia</i> n. gen.
<i>Neohoratia azarum</i> (Boeters y Rolán, 1988)	<i>Pseudohauffenia azarum</i> (Boeters y Rolán, 1988)
Género <i>Horatia</i> Bourguignat, 1887	Género <i>Horatia</i> (?) Bourguignat, 1887
<i>Horatia gatoa</i> (Boeters, 1980)	* <i>Horatia gatoa</i> (?) (Boeters, 1980)
.....	Género <i>Boetersiella</i> Arconada y Ramos, 2000
<i>Horatia</i> (?) <i>sturmi</i> (Rosenhauer, 1856)	<i>Boetersiella sturmi</i> (Rosenhauer, 1856)
.....	<i>Boetersiella davisii</i> Arconada y Ramos, 2000
.....	Género <i>Chondrobasis</i> Arconada y Ramos, 2000
.....	<i>Chondrobasis levantina</i> Arconada y Ramos, 2000
.....	Género <i>Arganiella</i> Giusti y Pezzoli, 1980
.....	<i>Arganiella tartessica</i> n. sp.
.....	Género <i>Actenidia</i> n. gen.
.....	<i>Actenidia baetica</i> n. sp.
.....	Género <i>Pseudokerkia</i> n. gen.
.....	<i>Pseudokerkia morenoi</i> n. sp.
.....	<i>Pseudokerkia aurorii</i> n. sp.

3.- Se confirma por vez primera la presencia del género *Islamia* en la península Ibérica como resultado de tres aproximaciones diferentes: a) el estudio anatómico de las especies que lo integran; b) el análisis histológico de la genitalia femenina y la consiguiente constatación de la naturaleza de los reservorios espermáticos; c) la identificación de la secuencia genética de *Islamia cianensis* de Italia con *Islamia schuelei* (= *Neohoratia schuelei*, sensu Boeters, 1981), la especie más representativa del género en la península Ibérica. Todo ello nos permite inferir que *Neohoratia*, descrito como endémico en la península Ibérica, es un sinónimo posterior de *Islamia*. Por otro lado, se amplía el área de distribución de *Islamia* en Europa y el número de especies que lo integran, al tiempo que se profundiza en el estudio de los caracteres más representativos del mismo.

4.- Se mantiene provisionalmente la existencia de *Horatia* en la Península con una sola especie representativa, *Horatia gattoa* debido a la falta de ejemplares disponibles para su estudio. Sin embargo, el análisis conjunto de todas las especies que se incluyen en este trabajo aporta nueva luz sobre los escasos datos publicados sobre esta especie, de forma que se apunta la posibilidad de que se trate realmente de una población de *Pseudokerkia morenoi*. La segunda especie de este género citada en España, *Horatia* (?) *sturmi* se integra en el nuevo género *Boetersiella*.

5.- Se aclara definitivamente la clasificación de "*Neohoratia* (?) *fezi*" que, tras el estudio por vez primera de su anatomía, pasa a integrarse en el género *Fissuria*, ampliando notoriamente su área de distribución. En esta especie se detallan dos caracteres no descritos anteriormente en ninguna especie de hidróbido: la presencia de cilios y papilas en el pie de los ejemplares juveniles y adultos, respectivamente, y la de un modelo nuevo de pseudopene en las hembras de esta especie.

6.- *Tarraconia gasulli* [= *Neohoratia* (?) *gasulli*, sensu Boeters, 1988] y una nueva especie, *Tarraconia rolani* se integran en un nuevo género, *Tarraconia*, endémico de la península Ibérica. Se confirma la función de reservorio espermático que desarrolla el oviducto renal para suplir la ausencia de receptáculos seminales de la genitalia femenina y se ilustra con detalle el mecanismo de acoplamiento de los espermatozoides en las células de su epitelio interno. Se trata del único caso conocido de hidróbido europeo que adopta esta estrategia reproductora.

7.- *Neohoratia azarum* (sensu Boeters y Rolán, 1988) se transfiere al género nuevo *Pseudohauffenia* debido a que posee una bursa copulatrix en lugar de un RS1, característica que llevó a estos autores a incluirla en el género *Neohoratia*. Esta especie posee dos cualidades únicas en relación con las demás objeto de este trabajo: la presencia de un segundo lóbulo en la base convexa del pene y la ausencia del ganglio pleural izquier-

do. Esta última constituye además una novedad no descrita anteriormente en ningún otro hidróbido.

8.- El nuevo género *Boetersiella* integra dos especies, *B. sturmi* [= *Horatia* (?) *sturmi*, *sensu* Boeters, 1988] y *B. davisii*. Se limita la distribución geográfica de *B. sturmi* únicamente al sudeste peninsular, de manera que las poblaciones que fueron descritas en el levante peninsular son clasificadas en un nuevo género y especie denominado *Chondrobasis levantina*.

9.- Se incrementan los caracteres diagnósticos y el área de distribución de *Arganiella*, que comprende Italia, el sur de Francia (con *Arganiella exilis*) y el sudoeste ibérico.

10.- La descripción de dos nuevos géneros *Actenidia* y *Pseudokerkia* incrementan el número de táxones descritos hasta la fecha en el sur peninsular. Las poblaciones de *Pseudokerkia aurorii* e *Islamia schueleii* de Cáceres son las más occidentales de la península Ibérica.

11.- Se confirma la importancia del empleo de marcadores moleculares en los estudios filogenéticos de estos diminutos hidróbidos. Los resultados más importantes derivados del mismo son los siguientes:

- Todas las especies que han sido morfológicamente caracterizadas en este trabajo tienen un origen común, es decir, derivan de un único ancestro.
- El periodo en el que estas especies empiezan a diferenciarse ha sido datado en seis millones de años, aproximadamente.
- El clado formado por *Boetersiella* y *Chondrobasis* comenzó a diferenciarse en una época anterior a todas las demás especies y se constituye como un grupo parafilético de las mismas.
- Todas las poblaciones ibéricas de *Islamia* forman un grupo monofilético en el que también está incluida la especie italiana *Islamia cianensis*.

12.- El gen 16SARNr mitocondrial no ha resultado ser suficientemente variable para detectar las relaciones filogenéticas globales entre los distintos taxa estudiados. Por otro lado, los bajos valores de distancia genética hallados entre las poblaciones de algunas especies permiten enunciar dos conclusiones contrapuestas: a) la distribución geográfica de estas especies es continua y, por tanto, existe un cierto flujo genético entre sus poblaciones; b) no existe ningún tipo de flujo genético entre ellas pero esta fragmentación poblacional es tan reciente que no ha podido ser detectada con este gen.

13.- El estudio filogenético realizado destaca algunas poblaciones que poseen unas notorias divergencias morfológicas y genéticas. Probablemente, el empleo de la categoría subespecífica represente un criterio apropiado para destacar estas diferencias, si bien no se ha utilizado en este estudio con el fin de no introducir mayores complicaciones a la ya compleja taxonomía del grupo.

14.- La escasez de información sobre los caracteres morfológicos de otros géneros y especies previamente descritos en el área circunmediterránea aconsejan no utilizar un enfoque filogenético únicamente basado en características morfológicas. El estudio de la correlación existente entre el fenotipo y el genotipo de estas especies muestra alto nivel de homoplasias en los caracteres morfológicos obtenidos tras el estudio de la evolución de los caracteres en el árbol filogenético. La mayoría de los caracteres conquiológicos, operculares, radulares y anatómicos muestran un bajo nivel resolutivo en el supraespecífico. Las sinapomorfías que agrupan a todas las especies estudiadas en la presente memoria son:

- a) la ausencia de ciego gástrico.
- b) la ausencia de pigmentación en el oviducto renal.
- c) el plegamiento sencillo del oviducto renal.
- d) la ovoposición de un bajo número de cápsulas ovígeras.

El único carácter que diferencia a *Boetersiella* y *Chondrobasis* del resto de las especies del grupo interno es la ausencia de plegamiento del recto en la cavidad paleal.

15.- Los caracteres morfométricos analizados constituyen una interesante fuente de información a la hora de abordar la diversidad intra e interpoblacional.

16.- Se confirma la necesidad de adoptar criterios uniformes en la terminología descriptiva empleada en los estudios taxonómicos y sistemáticos de los Hydrobioidea como punto de partida para investigar sus relaciones filogenéticas. En este sentido, se sugiere adoptar como referencia el trabajo de Hershler y Ponder (1988) en el que se describen con detalle los caracteres y los estados de carácter de uso común en esta superfamilia. Este ha sido el criterio seguido en esta Memoria.

17.- La distribución geográfica de estas especies es muy heterogénea. Las zonas que concentran la mayor diversidad se localizan mayoritariamente en Andalucía oriental y en el este peninsular. Por el contrario, otras áreas "despobladas" son Portugal, todo el noroeste y casi todo el centro peninsular.

18.- La constatación de la estrecha relación filogenética de la fauna ibérica con la de otros países de la cuenca mediterránea —con la identificación de los géneros *Islamia*,

Arganiella y *Fissuria*— abre nuevos caminos en el estudio de la filogeografía de la fauna circunmediterránea. Debido a la proximidad geográfica con la península Ibérica se considera especialmente interesante el estudio de la fauna de Hydrobiidae del norte de África.

19.- La fragilidad y el deterioro observado en los hábitats naturales de una parte importante de las poblaciones estudiadas confirma la urgente necesidad de promover estrategias para su conservación.

VIII — BIBLIOGRAFÍA

- ABELE, L. G., 1991. Comparison of morphological and molecular phylogeny of the Decapoda. *Memoirs of the Queensland Museum*, 31: 101-108.
- ADAMKEWICZ, S. L., HARASEWYCH, M. G., BLAKE, J., SAUDEK, D. y BULT, C. J., 1997. A molecular phylogeny of the bivalve mollusks. *Molecular Biology and Evolution*, 14(6): 619-629.
- AKAIKE, H., 1974. A new look of the statistical model identification. *IEEE (Institute of Electrical and Electronics Engineers) Transactions on Automatic Control*, 19: 716-723.
- AKAM, M., HOLLAND, P., INGHAM, P. y WRAY, G. (Eds.), 1994. The evolution of developmental mechanisms. *Development 1994 Supplement*. Cambridge: the company of Biologists.
- ALBERCH, P., 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. *Evolution*, 39: 8-23.
- ALBERCH, P., GOULD, S. J. OSTER, G. F. y WAKE, D. B., 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5(3): 296-317.
- ALTABA, C. R., 1993. Description and relationships of a new brackish-water snail genus (Gastropoda: Hydrobiidae: Littoridininae) from Hispaniola. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 107: 73-90.
- ALTIMIRA, C., 1960. Contribución al conocimiento de los moluscos terrestres y de agua dulce de Cataluña. *Miscelánea Zoológica*, Barcelona, 1(3): 9-15.
- ANDERSON, S., BANKIER, A. T., BARRELL, B. G., DE BRUIJN, M. H. L., COULSON, A. R., DROUIN, J., EPERON, I. C., NIERLICH, D. P., ROE, B. A., SANGER, F., SCHREIER, P. H., SMITH, A. J. H., STADEN, R. y YOUNG, I. G., 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290: 457-465.
- ANDERSON, S., DE BRUIJN, M. H. L., COULSON, A. R., EPERON, I. C., SANGER, F. y YOUNG, I. G., 1982. Complete sequence of bovine mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Biology*, 156: 683-717.
- ARAUJO, R., REMÓN, J. M., MORENO, D., y RAMOS, M. A., 1995. Relaxing techniques for freshwater molluscs: trials for evaluation of different methods. *Malacologia*, 36(1-2): 29-41.
- ARCONADA, B., RAMOS, M. A. y ROLÁN, E., 1996. Diversificación del clado Horatia (Prosobranchia, Hydrobiidae) en los sistemas montañosos del sur peninsular. *Resúmenes XI Congreso Nacional de Malacología*, D. Moreno (Ed.), Almería: 20-21.
- ARCONADA, B. y RAMOS, M. A., 2000. New data on Hydrobiidae systematics: two new genera from the Iberian Peninsula. *Journal of Natural History* (en prensa).
- ARCONADA, B. y ROLÁN, E. (en prep.). A revision of the genus *Alzoniella* Giusti y Bodon, 1984 (Gastropoda: Hydrobiidae) for the Iberian Peninsula and its implications with the systematic of the European Hydrobiid Fauna.
- ASAKAWA, S. Y., KUMAZAWA, Y., ARAKI, T., HIMENO, H., MIURA, K. y WATANABE, K., 1991. Strand-specific nucleotide composition bias in echinoderm and vertebrate mitochondrial genomes. *Journal of Molecular Evolution*, 32: 511-520.

- AVISE, J. C., 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall, New York & London. 511 pp.
- AYALA, F. J. y VALENTIN, J. W., 1979. *Evolving the theory and process of organic evolution*. Benjamin & Cummings Publishing Co. Menlo Park. 844 pp.
- AZPEITIA, F. A., 1935. Conchas univalvas terrestres de España y Portugal. Géneros: *Paludina*, *Bythinia* y *Amnicola*. *Revista de la Academia de Ciencias de Madrid*, 32(2): 255-320.
- BACKELJAU, T. y WARMOES, T., 1992. The phylogenetic relationships of ten atlantic littorinids assessed by allozyme electrophoresis. *Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology*. J. Grahame, P. J. Mill y D. G. Reid (Eds.). The Malacological Society of London. London: 9-24.
- BANKS, M. A., HEDGECOCK, D. y WATERS, C., 1993. Discrimination between closely related Pacific oyster species (*Crassostrea*) via mitochondrial DNA sequences coding for large subunit rRNA. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 2(3): 129-136.
- BARGUES, D. M. y MAS-COMA, S., 1997. Phylogenetic analysis of Lymnaeid snails based on 18S rDNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 14(5): 569-577.
- BAUER, B., FIORONI, P., SCHULTE-OEHLMANN, U., OEHLMANN, J. y KALBFUS, W., 1997. The use of *Littorina littorea* for tributyltin (TBT) effect monitoring-results from the German TBT survey 1994/1995 and laboratory experiments. *Environmental Pollution*, 6 (3): 299-309.
- BECH, M., 1990. Fauna malacològica de Catalunya. Molluscs terrestres i d'aigua dolça. *Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural*, 12: 1-229.
- BELL, K. N. y BURN, R., 1979. On the identity of *Webinella bassensis* Parr. *Victorian Naturalist*, 96: 198-199.
- BELL, M. A. y FOSTER, S. A. (Eds.), 1994. *The evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, Oxford. 571 pp.
- BERNASCONI, R., 1967. Les Hydrobiinae (Moll. gastéropodes) cavernicoles de Suisse et des region limitrophes. Aperçu historique et distribution zoogeographique. *Annales de Spéléologie*, 22(3): 524-535.
- BERNASCONI, R., 1975. Les Hydrobydes cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. V: révision de *Hauffenia* Pollonera. *Annales de Spéléologie*, 30(2):303-311.
- BERNASCONI, R., 1984. Hydrobides de France: *Moitessieria*, *Bythiospeum* et *Hauffenia* des départements gard, Ain, Isère (Gastéropodes, Prosobranches) *Revue Suisse de Zoologie*, 91(1): 203-215.
- BERNASCONI, R., 1985. Anatomie von *Hauffenia minuta* ssp. *spirata* Bernasconi 1975 und Beschreibung von *Hauffenia minuta* *consolationis* n. ssp. *Heldia*, 1(2): 63-65.
- BERNASCONI, R., 1986. Les Hydrobides de l'Europe de l'Ouest (Moll. Gast. Prosobr.). *Comunicaciones 9º Congreso Internacional de Espeleología*, Barcelona, 2: 184-186.

- BERNASCONI, R., 1992. *Systematics of Hydrobiidae (Gastropoda Prosobranchia Monotocardia Risoacea). A compendious survey with proposals for an improved classification*. Münchenbuschsee (Switzerland): Privately published. 14 pp.
- BIBB, M. J., VAN ETEN, R. A., WRIGHT, C. T., WALBERG, M. W. y CLAYTON, D. A., 1981. Sequence and gene organization of mouse mitochondrial DNA. *Cell*, 26: 167-180.
- BIELER, R. y HADFIELD, M. G., 1990. Reproductive biology of the sessile gastropod *Vermicularia spirata* (Cerithioidea: Turritellidae). *American Malacological Bulletin*, 13(1/2): 23-35.
- BINDER, E., 1957. Note sur le genre *Horatia* Bourguignat. *Journal de Conchiliologie*, 97: 59-62.
- BINDER, E., 1966. Position systematique de *Valvata minuta* Drap., *Valvata globulina* Palad. et d'autres petites especes attribuées au genre *Valvata*. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 105: 371-376.
- BODON, M. y GIUSTI, F., 1982. Un nuovo idrobiideo dell'acque sotterranee dell'Italia nord-occidentale (Prosobranchia: Hydrobiidae: Horatiidae). *Bolletino Malacologico*, 18(1-4): 41-56.
- BODON, M. y GIUSTI, F., 1986. A new valvatoid shelled Hydrobiid from Liguria (Italy) (Gastropoda: Prosobranchia). *Archiv für Molluskenkunde*, 117: 61-71.
- BODON, M. y GIUSTI, F., 1991. The genus *Moitessieria* in the island of Sardinia and in Italy. New data on the systematics of *Moitessieria* and *Paladilhia* (Prosobranchia: Hydrobiidae) (Studies on the sardinian and corsican malacofauna, IX). *Malacologia*, 33: 1-30.
- BODON, M. y GIOVANELLI, M. M., 1994. A new Hydrobiidae species of the subterranean waters of Friuli (N. E. Italy) (Gastropoda Prosobranchia). *Basteria*, 58: 233-244.
- BODON, M. y CIANFANELLI, S., 1996. A new valvatoid-shell stygobiont hydrobiid from Slovenia (Gastropoda Prosobranchia: Hydrobiidae). *Basteria*, 60: 19-26.
- BODON, M., MANGANELLI, G., SPARACIO, I. y GIUSTI, F., 1995. Two new species of the genus *Islamia* Radoman, 1973 from Italian islands (Prosobranchia, Hydrobiidae). *Journal of Molluscan Studies*, 61(1): 43-54.
- BODON, M., CIANFANELLI, S. y TALENTI, E., 1996. Idrobiidi freatobi del bacino del fiume era in Toscana (Gastropoda: Prosobranchia: Hydrobiidae). *Bollettino Malacologico*, 32(58): 95-120.
- BOETERS, H. D., 1969. *Pseudamnicola klemmi* n. sp. aus Südfrankreich und *Microna ateni* n. sp. aus des spanischen Pyrenäen (Mollusca: Prosobranchia). *Archiv für Molluskenkunde*, 99(1/2): 69-72.
- BOETERS, H. D., 1973. Französische Risoaceen. Aufsammlungen von C. Bou. *Annals de Spé-léologie*, 28(1):63-67.
- BOETERS, H. D., 1974. *Horatia* Bourguignat, *Plagigeyeria* Tomlin und *Litthabittella* Boeters (Prosobranchia). Westeuropäische Hydrobiidae, 5. *Archiv für Molluskenkunde*, 104(1/3): 85-92.
- BOETERS, H. D., 1979. Species concept of prosobranch freshwater molluscs in Western Europe, I. *Malacologia (Proceedings of the Sixth European Malacological Congress, 1977)*, 18: 57-60.

- BOETERS, H. D., 1980. Unbekannte westeuropäische Prosobranchia, 3. *Basteria* 44: 61-64.
- BOETERS, H. D., 1981. Unbekannte westeuropäische Prosobranchia, 2. *Archiv für Molluskenkunde*, [1980], 111(1/3): 55-61.
- BOETERS, H. D., 1983. Unbekannte westeuropäische Prosobranchia, 5. *Archiv für Molluskenkunde*, 114(1/3): 17-24.
- BOETERS, H. D. 1988. Westeuropäische Mooltessieriidae und Hydrobiidae in Spanien und Portugal (Gastropoda: Prosobranchia). *Archiv für Molluskenkunde*, 118: 181-261.
- BOETERS, H. D. y ROLÁN, E., 1988. Unknown West European prosobranchs, 9. Some new Spanish freshwater prosobranchs. *Basteria*, 52: 197-202.
- BOETERS, H. D., FALKNER, G., GITTEBERGER, E., DE-WINTER, A. J., VON PROSCHWITZ, T. y RIPKEN, T., 1999. Comments on the proposed conservation of *Hydrobia* Hartmann, 1821 (Mollusca: Gastropoda) and *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805 (currently *Hydrobia acuta* by the replacement of the lectotype of *H. acuta* with a neotype; proposed designation of *Turbo ventrosus* Montagu, 1803 as the type species of *Ventrosia* Radoman, 1977; and proposed emendation of spelling of Hydrobiina Mulsant, 1844 (Insecta, Coleoptera) to Hydrobuisina, so removing the homonymy with Hydrobiidae Troschel, 1857 (Mollusca). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 56(1): 57-62.
- BOFILL, A., 1891. Contribución a la fauna malacológica de Cataluña. *Crónica Científica*, 24(318): 49-55.
- BOFILL, A., 1909. El Noguera Ribagorzana "Vallis Clausa" malacologicamente considerado. *Actas y Memorias del Primer Congreso de Naturalistas Españoles*, Zaragoza: 190-260.
- BOFILL, A., 1913. Algunos moluscos de agua dulce recogidos por D. Luis Mariano Vidal, en las provincias de Murcia y Albacete. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 10(23): 473-477.
- BOFILL, A. y HAAS, F., 1920. Estudi sobre la malacologia de les valls pirenaïques. II. Vall del Noguera Ribagorzana. *Treballs del Museu de Ciències Naturals de Barcelona, serie zoològica*, 3: 1-19.
- BOLE, J., 1961. Nove Hidrobide (Gastropoda) iz podzemeljskih voda zahodnega Balkana. *Bioloski Vestnik*, 9: 59-69.
- BOLE, J., 1967. Taksonomska, ekoloska in zoogeografska problematika družine Hydrobiidae (Gastropoda) iz pareja Ljubljane. *Razprave SAZU, Ljubljana*, IV, 10(2): 73-108.
- BOLE, J., 1970. Prispevek k poznavanju anatomije in Taksonomije podzemeljskih hidrobiid (Gastropoda, Prosobranchia). *Razprave SAZU, Ljubljana*, 13: 85-111.
- BOLE, J., 1993. The subterranean snails of the family Horatiidae (Gastropoda, Prosobranchia) in Slovenia and their taxonomical position. *Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti Razprave*, 34: 3-17.
- BOLE, J. y VELKOVHRH, F., 1986. Mollusca from continental subterranean aquatic habitats. En: *Stygofauna Mundi, A faunistic, distributional and ecological synthesis of the world Fauna*

- inhabiting susterranean waters (includidng the marine interstitial)*. L. Botosaneau (Ed.). E. J. Brill. Leiden: 177-208.
- BOOKSTEIN, F. L., CHERNOFF, B., EDLER, R. L., HUMPHRIES, J. M., SMITH, G. R. y STRAUSS, R. E., 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Academy of Natural Sciences. Philadelphia. Special Publication, 15. 277 pp.
- BOOM, J. D. G., BOULDING, E. G. y BECKENBACH, A T., 1994. Mitochondrial DNA variation in introduced populations of Pacific Oyster, *Crassostrea gigas*, in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(17): 1608-1614.
- BOORE, J. L. y BROWN, W. M., 1994. Complete DNA sequence of the mitochondrial genome of the black chiton, *Katharina tunicata*. *Genetics*, 138: 423-443.
- BOORE, J. L. y WESLEY, M. B., 1995. Complete Sequence of the Mitochondrial DNA of the Annelid Worm *Lumbricus terrestris*. *Genetics*, 141: 305-319.
- BOSS, K. J., 1971. Critical estimate of the number of recent Mollusca. *Occasional Papers on Mollusks*, 3(40): 81-135.
- BOUCHET, P., 1999. Comments on the proposed conservation of *Hydrobia* Hartmann, 1821 (Mollusca: Gastropoda) and *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805 (currently *Hydrobia acuta* by the replacement of the lectotype of *H. acuta* with a neotype; proposed designation of *Turbo ventrosus* Montagu, 1803 as the type species of *Ventrosia* Radoman, 1977; and proposed emendation of spelling of Hydrobiina Mulsant, 1844 (Insecta, Coleoptera) to Hydrobuisina, so removing the homonymy with Hydrobiidae Troschel, 1857 (Mollusca). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 56(1): 56-57.
- BOURGUIGNAT, J. R., 1870. Molusques nouveaux, litigieux ou peu connus. *Revue et magazine de Zoologie Pure et Apliquée*, 22(5): 166-171.
- BREMER, K., 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42: 795-803.
- BREMER, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- BRIDGE, D., CUNNINGHAM, C. W., SCHIERWATER, B., DESALLE, R. y BUSS, L. W., 1992. Class-level relationships in the phylum Cnidaria: evidence from mitochondrial genome structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89: 8750-8753.
- BROWN, W. M., PRAGER, E. M., WANG, A. y WILSON, A. C., 1982. Mitochondrial DNA sequences of primates: Tempo and mode of evolution. *Journal of Molecular Evolution*, 18: 225-239.
- BRYAN, G. W. y GIBBS, P. E., 1991. Impact of low concentrations of tributyltin (TBT) on marine organisms: a review. En: *Metal Ecotoxicology: Concepts and Applications*. M. C. Newman y W. McIntosh (Eds.). Lewis. Ann Arbor: 323-361.
- BURCH, J. B., 1982. North American Freshwater Snails; identification keys, generic synonymy, supplemental notes, glossary, references, index. *Walkerana* 4: 217-365.

- CALVO, M., 1999. *Biología reproductora de tres especies de la familia Vermetidae (Mollusca: Gastropoda) de las costas mediterráneas de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. 341 pp.
- CANAPA, A., MAROTA, I., ROLLO, F. y OLMO, E., 1996. Phylogenetic analysis of Veneridae (Bivalvia): comparison of molecular and palaeontological data. *Journal of Molecular Evolution*, 43(5): 517-522.
- CANTATORE, P., ROBERTI, M., RAINALDI, G., GADALETA, M. N. y SACCONI, C., 1989. The complete Nucleotide Sequence, Gene Organization, and Genetic Code of the Mitochondrial Genome of *Paracentrotus lividus*. *The Journal of Biological Chemistry*, 264 (19): 10965-10975.
- CHAPPUIS, P. A., 1950. La récolte de la faune souterraine. *Notes Biospéologiques*, 5: 7-35.
- CHATFIELD, J. E., 1972. Studies on variation and life history in the prosobranch *Hydrobia ulvae*. *Journal of Conchology*, 27: 463-473.
- CLARY, D. O. y WOLSTENHOLME, D. R., 1985. The mitochondrial DNA molecule of *Drosophila yakuba*: nucleotide sequence, gene organization and genetic code. *Journal of Molecular Evolution*, 22: 252-271.
- CLARY, D. O. y WOLSTENHOLME, D. R., 1987. *Drosophila* mitochondrial DNA: conserved sequences in the A+T-rich region and supporting evidence for a secondary structure model of the small ribosomal RNA. *Journal of Molecular Evolution*, 25(2): 116-125.
- CLAYTON, D. A., 1991. Replication and transcription of vertebrate mitochondrial genome. *Annual Review of Biochemistry*, 53: 573-594.
- CLAYTON, D. A., DODA, J. N. y FREIDBERG, E. C., 1974. The absence of a pyrimidine dimer repair mechanism in mammalian mitochondria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71: 2777-2781.
- CLIMO, F. M., 1974. Description and affinities of the subterranean molluscan fauna of New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 1: 247-284.
- COHAN, F. M., 1984. Can uniform selection retard random genetic divergence between isolated conspecific populations? *Evolution*, 38(3): 495-504.
- COLLURA, R. V. y STEWART, C. B., 1995. Insertions and duplications of mtDNA in the nuclear genomes of Old World monkeys and hominoids. *Nature*, 378: 489-492.
- CRACRAFT, J., 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. En: *Speciation and its consequences*. Otte y Endler (Eds.). Sinauer, Sunderland: 28-59.
- CREEK, G. A., 1951. The reproductive system and embryology of the snail *Pomatias elegans* (Müller). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 121: 599-640.
- CREEK, G. A., 1953. The morphology of *Acme fusca* (Montagu) with special reference to the genital system. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 29: 228-240.

- CROZIER, R. H. y CROZIER, Y. C., 1993. The mitochondrial genome of honeybee *Apis mellifera*: complete sequence and genome organization. *Genetics*, 133: 97-117.
- CULVER, D. C., 1982. *Cave life: evolution and ecology*. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts) & London. 189 pp.
- DAVIS, G. M., 1967. The systematic relationship of *Pomatiopsis lapidaria* and *Oncomelania hupensis formosana* (Prosobranchia: Hydrobiidae). *Malacologia*, 6: 1-144.
- DAVIS, G. M., 1978. The gastropod family Hydrobiidae redefined: atlantic Hydrobiidae stressed. *Haliotis*, 9(2): 83.
- DAVIS, G. M., 1979. The origin and Evolution of the Gastropod Family Pomatiopsidae, with emphasis on the Mekong River Triculinae. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Monograph*, 20: 1-120.
- DAVIS, G. M., 1980. Snail hosts of Asian *Schistosoma* infecting man: evolution and coevolution. *Malacological Review*, supplement 2: 195-238.
- DAVIS, G. M., 1982. Historical and ecological factors in the evolution, adaptive radiation, and biogeography of freshwater mollusks. *American Zoologist*, 22(2): 375-395.
- DAVIS, G. M., KITIKOON, V. y TEMCHAROEN, P., 1976. Monograph on "*Lithoglyphosis*" *aperta*, the snail host of Mekong river schistosomiasis. *Malacologia*, 15(2): 241-287.
- DAVIS, G. M., MAZURKIEWICZ, M. y MANDRACCHIA, M., 1982. *Spurwinkia*: Morphology, Systematics, and Ecology of a new genus of North American Marshland Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 134: 143-177.
- DAVIS, G. M. y PONS DA SILVA, M. C., 1984. *Potamolithus*: morphology, convergence, and relationships among hydrobioid snails. *Malacologia*, 25(1): 73-108.
- DAVIS, G. M., KUO, Y. H., HOAGLAND, K. E., CHEN, P. L., YAN, Y., y CHEN, D. J., 1985. *Erhaia*, a new genus of Pomatiopsidae from China (Gastropoda: Rissoacea): *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 137: 48-78.
- DAVIS, G. M. y MAZURKIEWICZ, M., 1985. Systematics of *Cincinnatia winkleyi* (Gastropoda: Hydrobiidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 137: 28-47.
- DAVIS, G. M., FORBES, V. y LÓPEZ, G., 1988. Species status of Northeastern american *Hydrobia* (Gastropoda: Prosobranchia): ecology, morphology and molecular genetics. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 140(2): 191-246.
- DAVIS, G. M. y MCKEE, M., 1989. A new species of *Heleobops* (Prosobranchia: Hydrobiidae: Littoridininae) from Maryland. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 134: 143-177.
- DAVIS, G. M., LIU, Y. Y. y CHEN, Y. G., 1990. New genus of Triculinae (Prosobranchia: Pomatiopsidae) from China: Phylogenetic relationships. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 142: 143-165.

- DAVIS, G. M., CHEN, C., WU, C., KUANG, T., XING, X., LI, L., LIU, W. y YAN, Y., 1992. The Pomatiopsidae of Hunan, China (Gastropoda: Rissoacea). *Malacologia*, 34(1-2): 143-342.
- DAVIS, G. M., WILKE, T., SPOLSKY, C., QIU, C., QIU, D., XIA, M., ZHANG, Y. y ROSENBERG, G., 1998. Cytochrome oxidase I-based phylogenetic relationships among the Pomatiopsidae, Hydrobiidae, Rissoidae and Truncatellidae (Gastropoda: Caenogastropoda: Rissoacea). *Malacologia*, 40(1-2): 251-266.
- DAVIS, J. I. y NIXON, K. C., 1992. Populations, genetic variation and delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology*, 41(4): 421-435.
- DAWID, I. B., 1972. Evolution of mitochondrial DNA sequences in *Xenopus*. *Developmental Biology*, 29: 139-151.
- DE QUEIROZ, K., 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology*, 34: 280-299.
- DE WOLF, H., 1997. *Morphological and genetic population structure in the Macaronesian planktonic developing periwinkle Littorina striata King y Broderip, 1832 (Mollusca, Gastropoda)*. Tesis doctoral, Universidad de Antwerp.
- DOLFUSS, G. F., 1912. Recherches critiques sur quelques genres ou espèces d'Hydrobia vivants et fossiles. *Journal de Conchiliologie*, 54: 179-270.
- DRAPARNAUD, J. P. R., 1813. *Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France*. Paris.
- DUNON-BLUTEAU, D. y BRUN, G., 1986. The secondary structure of the *Xenopus laevis* and human mitochondria small ribosomal subunit RNA are similar. *FEBS (Federation of European Biochemical Societies) Letters* 198: 333-338.
- EDWARDS, A. y CAVALLI-SFORZA, L. L., 1963. The reconstruction of evolution. *Annals of Human Genetics*, 27: 105.
- EDWARDS, A. y CAVALLI-SFORZA, L. L., 1964. Reconstruction of evolutionary trees. En: *Phenetic and Phylogenetic Classification*. V. H. Heywood y J. McNeill (Eds.). Systematics Association Publication, 6: 67-76. London.
- EHRMANN, P., 1933. Weichtiere, Mollusca. *Die Tierwelt Mitteleuropas*, Band 2, Lief 1. Leipzig.
- ELPIDO, A. R. y BLAIR, D., 1997. Molecular systematics of the freshwater snail family Lymnaeidae (Pulmonata: Basommatophora) utilising mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Journal of Molluscan Studies*, 63: 173-185.
- EMBERTON, K. C., KUNCIO, G. S., DAVIS, G. M., PHILLIPS, S. M., MONDEREWICZ, K. M. y HUA GUO, Y., 1990. Comparion of recent classifications of Stylommatophoran land-snail families, and evaluation of large ribosomal RNA sequencing for their phylogenetics. *Malacologia*, 31(2): 327-352.
- ERIKSSON, T., 1998. AutoDecay v. 4. 0 (program distributed by the author). Department of Botany, Stockholm University. Stockholm.

- ESU, D., 1986. La malacofauna continentale Pliocenica di Mandriola (Sardegna occidentale) i sistematica e paleobiogeografia. *Geologica Romana*, 23: 23-50.
- FAGOT, P., 1887. Catálogo razonado de los moluscos del Valle de Arán. *Crónica Científica*, 10: 25-28; 49-54; 76-83.
- FAGOT, P., 1905. Contribution à la faune malacologique de la Catalogne. *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia Natural*, 5: 122-124; 138-143.
- FAGOT, P., 1907. Contribution à la faune malacologique de la province d'Aragón. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, 6: 136-160.
- FALNIOWSKI, A., 1987. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda). *Folia Malacologica*, 1-122.
- FALNIOWSKI, A. y STEFFEK, J., 1989. A new species of *Bythiospeum* (Prosobranchia: Hydrobioidea: Moitessieriidae) from southern Poland. *Folia Malacologica Bulletin*, 3: 95-101.
- FALNIOWSKI, A. y M. SZAROWSKA, 1995. Can poorly understood new characters support a poorly understood phylogeny? Shell structure data in Hydrobiid systematics. (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Hydrobiidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 33: 133-144.
- FELSENSTEIN, J., 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17: 368-376.
- FERAL, C., 1976 (1978). Repartition géographique des femelles a tractus genital male externe chez *Ocenebra erinacea* (L.) espèce gonochorique. *Haliotis*, 7: 29-30.
- FIORONI, P., OEHLMANN, J. y STROBEN, E., 1989(1992). The pseudohermaphroditism of prosobranchs: morphological aspects. *Proceedings of the International Malacological Congress*, 10(1): 47-49.
- FIORONI, P., OEHLMANN, J. y STROBEN, E., 1990. Le pseudohermaphrodisme chez les prosobranches analyse morphologique et hisologique. *Vieu et Milieu*, 40(1): 45-56.
- FIORONI, P., OEHLMANN, J. y STROBEN, E., 1991. The pseudohermaphroditism of prosobranchs; morphological aspects. *Zoologischer Anzeiger*, 226(1/2): 1-26.
- FISH, J. D. y FISH, S., 1974. The breeding cycle and growth of *Hydrobia ulvae* in the Dovey Estuary. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54:685-697.
- FOIGHIL, D., GAFFNEY, P. M. y HILBISH, T. J., 1995. Differences in mitochondrial 16S ribosomal gene sequences allow discrimination among american [*Crassostrea virginica* (Gmelin)] and asian [*C. gigas* (Thunberg) *C. ariakensis* Wakiya] oyster species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 192: 211-220.
- FOLMER, O., BLACK, M., HOEH, W., LUTZ, R. y VRIJENHOEK, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294-299.

- FOOTITT, R. G. y SORESENSEN, J. T., 1992. Ordination methods: their contrast to clustering and cladistic techniques. En: *Ordination in the study of morphology, evolution and systematics of insects. Applications and quantitative genetic rationals*. J. T. Sorensen y R. G. Footitt (Eds.). Elsevier Science Publishers, Amsterdam: 1-10.
- FRETTER, V., 1948. The structure and life history of some minute prosobranchs of rock pools: *Skeneopsis planorbis* (Fabricius), *Omalogyrra atomus* (Philippi), *Rissoella diaphana* (Alder) and *Rissoella opalina* (Jeffreys). *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 27: 597-632.
- FRETTER, V. y GRAHAM, A., 1978. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 3. Neritacea, Viviparacea, Valvatacea, terrestrial and freshwater Littorinacea and Rissoacea. *Journal of Molluscan Studies*, supplement 5: 101-152.
- FRETTER, V. y GRAHAM, A., 1994. *British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology*. The Ray Society, London. 820 pp.
- FUTUYMA, D. J., 1979. *Evolutionary Biology*. Sinauer, Massachusetts. 565 pp.
- GARCÍA-FLOR, J. y ROBLES, F., 1990. Estudio mediante M. E. B. de la concha de varios gasterópodos continentales de la provincia de Castellón. *Iberus*, 9(1-2): 379-386.
- GARDNER, N. W., 1970. A new genus and species of freshwater snail (Hydrobiidae) from northern New Zealand. *Transaction of the Royal Society of New Zealand Biological Sciences*, 12: 181-184.
- GARLAND, T. Jr. y CARTER, P. A., 1994. Evolutionary physiology. *Annual review of Physiology*, 56: 579-621.
- GASULL, L., 1965. Algunos moluscos terrestres y de agua dulce de Baleares. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 11(1-4): 1-161.
- GASULL, L., 1971. Fauna malacológica de las aguas continentales dulces y salobre del sureste Ibérico. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 16: 24-94.
- GASULL, L., 1981. Fauna malacológica terrestre y de agua dulce de la provincia de Castellón de la Plana. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 25: 55-102.
- GELLISSSEN, G., BRADFIELD, J. Y., WHITE, J. Y. y WYATT, G. R., 1983. Mitochondrial DNA-sequences in the nuclear genome of a locust. *Nature*, 301: 631-634.
- GHAMIZI, M., BODON, M., BOULAL, M. y GIUSTI, F., 1999. *Attebania bernasconi*, a new genus and species from subterranean waters of the Tiznit Plain, Southern Morocco (Gastropoda: Hydrobiidae). *Journal of Molluscan Studies*, 65: 89-98.
- GIBBS, P. E., BRYAN, G. W., PASCOE, P. L. y BURT, G. R., 1987. The use of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, as an indicator of tributyltin (TBT) contamination. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 67: 507-523.
- GIUSTI, F. y PEZZOLI, E. 1980. Gasteropodi 2. (Gastropoda; Prosobranchia: Hydrobioidea, Pyrguloidea). Consiglio Nazionale delle Ricerche. Collana del Progetto Finalizzato "Pro-

- mozione della Qualità dell'Ambiente". Pubblicazione AQ/1/47. *Guide per il Riconoscimento delle Specie Animali delle Acque Interne Italiane* 8: 1-67.
- GIUSTI, F. y PEZZOLI, E. 1981. Notulae malacologicae XXV. Hydrobioidea nuove o poco conosciute dell'Italia appenninica (Gastropoda: Prosobranchia). *Archiv für Molluskenkunde*, [1980], 111(4/6): 207-222.
- GIUSTI, F. y PEZZOLI, E. 1982. Notes on the small Hydrobioidea in Italian subterranean waters: catalogue, biogeography and some systematic problems. *Malacologia*, 22(1-2): 463-468.
- GIUSTI, F. y PEZZOLI, E., 1984. Notulae Malacologicae, XXIX. Gli Hydrobiidae salmastri delle acque costiere italiane: Primi cenni sulla sistematica del grupo e sui caratteri distintivi delle singole morfoespecie. *Lavori della Società Italiana di Malacologia, (Atti Simp. Bologna 24-26 Sett. 1982)*, 21:117-148.
- GIUSTI, F., MANGANELLI, G. y BODON, M., 1998. *Hydrobia* Hartmann, 1821 and *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805 (currently *Hydrobia acuta*; Mollusca, Gastropoda): proposed conservation by replacement of the lectotype of *H. acuta* with a neotype; *Ventrosia* Radoman, 1977: proposed designation of *Turbo ventrosus* Montagu, 1803 as the type species; and HYDROBIINA Mulsant, 1844 (Insecta, Coleoptera): proposed emendation of spelling to HYDROBIUSINA, so removing the homonymy with HYDROBIIDAE Troschel, 1857 (Mollusca). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 55(3): 139-145.
- GJETVAJ, B., COOK, D. I. y ZOUROS, E., 1992. Repeated sequences and large-scale size variation of mitochondrial DNA: a common feature among Scallops (Bivalvia: Pectinidae). *Molecular Biology and Evolution*, 9(1): 106-124.
- GLOTZ, C., ZWIEB, C. BRIMACOMBE, R., EDWARDS, K. y KOSSEL, H., 1981. Secondary structure of the large subunit ribosomal RNA from *Scherichia coli*, *Zea mays* chloroplast, and human and mouse mitochondrial ribosomes. *Nucleic Acids Research*, 9: 3287-3306.
- GOLIKOV, A. N. y STAROBOGATOV, Y. I., 1975. Systematics of prosobranch gastropods. *Malacologia*, 15(1): 185-232.
- GONZÁLEZ, I. L., SYLVESTER, J. E., SMITH, T. F., STAMBOLIAN, D. y SCHMICKEL, R. D., 1990. Ribosomal RNA gene sequences and hominoid phylogeny. *Molecular Biology and Evolution*, 7: 203-219.
- GONZÁLEZ-MORENO, O., GRACENEA, M., MONTOLIUI, Y. y VILLA, M., 1994. Presencia de digénidos Brachylaimidae en el delta del Llobregat (Barcelona): estadios larvarios parásitos de gasterópodos terrestres. *Iberus*, 12(2): 49-57.
- GOSLINER, T. M. y LILTVED, W. R., 1982. Comparative morphology of three South African Triviidae (Gastropoda: Prosobranchia) with description of new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 74: 111-132.
- GOULD, S. J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 501 pp.

- GREENBERG, B. D., NEWBOLD, J. E. y SUGINO, A., 1983. Intraspecific nucleotide sequence variability surrounding the origin of replication in human mitochondrial DNA. *Gene*, 21: 33-49.
- GUADET, J., JULIEN, J., LAFAY, J. F. y BRYGOO, Y., 1989. Phylogeny of some *Fusarium* species, as determined by large-subunit rRNA sequence comparison. *Molecular Biology and Evolution*, 5: 393-414.
- GYLLENSTEN, U., WHARTON, D., JOSEFSSON, A. y WILSON, A. C., 1991. Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice. *Nature*, 352: 255-257.
- HAAS, F., 1924. Contribució a la malacofauna de la conca inferior del Ebre. *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia Natural*, 2ª serie, 4(6): 48-63.
- HAAS, F., 1925. Beitrage zur molluskenfauna Kataloniens zusätze und Berichtigungen. *Archiv für Molluskenkunde*, 57: 234-240.
- HAAS, F., 1927. *Paludina sturmi* Rosenhauer, eine vergessene paläarktische Schnecke. *Archiv für Molluskenkunde* 59: 157-158.
- HAAS, F., 1930. Ueber die systematische Stellung der Gattung *Daudebardiella* O. Boettger. *Archiv für Molluskenkunde*, 62(3): 132-134.
- HAASE, M., 1992. A new, stygobiont, valvatiform, Hydrobiid gastropod from Austria (Caenogastropoda: Hydrobiidae). *Journal of Molluscan Studies*, 58: 207-214.
- HAASE, M., 1993a. *Hauffenia kerschneri* (Zimmermann 1930): zwei Arten zweier Gattungen (Caenogastropoda: Hydrobiidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 121: 91-109.
- HAASE, M., 1993b. The genetic differentiation in three species of the genus *Hydrobia* and systematic implications (Caenogastropoda, Hydrobiidae). *Malacologia*, 35(2): 389-398.
- HAASE, M., 1996. The radiation of spring snails of the genus *Belgrandiella* in Austria (Mollusca: Caenogastropoda: Hydrobiidae). *Hydrobiologia*, 319(2): 119-129.
- HADZISCE, S., 1956. Beitrag zur Kenntnis der Gastropodenfauna des Ohridsees. Beschreibungen der bis jetzt unbekannten Schnecken und Beispiele der Speciation bei den Gastropoden des Ohridsees. *Zbornik na Raboititei Hidrobioloski Zavod Ohrid* (Recueil des Travaux, Station Hydrobiologique, Ohrid), 4(1): 57-107.
- HANKEN J., 1984. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders genus *Thori* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23(1): 55-75.
- HANKEN, J. y WAKE, D. B., 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 501-19.
- HARTL, F. U. y NEUPERT, W., 1990. Protein sorting to mitochondria: evolutionary conservation of folding and assembly. *Science*, 247: 930-938.
- HASEGAWA, M., KISHINO, K. y YANO, T., 1985. Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22: 160-174.

- HATZOGLU, E., RODAKIS, G. C. y LECANIDOU, R., 1995. Complete sequence and gene organization of the mitochondria genome of the land snail *Albinaria coerulea*. *Genetics*, 140: 1353-1366.
- HELLER, J., 1993. Hermaphroditism in molluscs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48(1): 19-42.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- HERSHLER, R., 1985. Systematic revision of the Hydrobiidae (Gastropoda: Rissoacea) of the Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila, México. *Malacologia*, 26: 31-123.
- HERSHLER, R., 1994. A review of the North American Freshwater snail genus *Pyrgulopsis* (Hydrobiidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 554: 115.
- HERSHLER, R., 1996. Review of the North American aquatic snail genus *Probythinella* Thiele (Rissooidea: Hydrobiidae). *Invertebrate Biology*, 115(2): 120-144.
- HERSHLER, R. y DAVIS, G. M., 1980. The morphology of *Hydrobia truncata* (Gastropoda: Hydrobiidae): relevance to systematics of *Hydrobia*. *Biological Bulletin*, 158(2): 195-219.
- HERSHLER, R. y LONGLEY, G., 1986. Phreatic Hydrobiids (Gastropoda: Prosobranchia) from the Edwards (Balcanes Fault Zone) Aquifer Region, South-Central Texas. *Malacologia*, 27(1): 127-172.
- HERSHLER, R. y HOLSINGER, J. R., 1990. Zoogeography of North American hydrobiid cavesnails. *Stygologia*, 5(1): 5-16.
- HERSHLER, R. y THOMPSON, F. G., 1992. A review of the aquatic gastropod subfamily Cochliopinae (Prosobranchia: Hydrobiidae). *Malacological Review*, supplement 5: 1-140.
- HERSHLER, R., FREST, T. J., JOHANNES, E. J., BOWLER, P. A. y THOMPSON, F. G., 1994. Two new genera of Hydrobiid snails (Prosobranchia: Rissooidea) from the Northwestern United States. *Veliger*, 37(3): 221-243.
- HERSHLER, R. y PONDER, W. F., 1998. A review of morphological characters of Hydrobioid snails. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 600: 1-55.
- HILLIS, D. M. y BULL, J. J., 1993. An empirical test of Bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42: 182-192.
- HILLIS, D. M. y DIXON, M. T., 1991. Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *The Quarterly Review of Biology*, 66: 411-453.
- HILLIS, D. M., MORITZ, G. y MABLE, B. K., 1996. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Inc., 2nd. Edition. 655 pp.
- HIMENO, H., MASAKI, H., KAWAI, T., OHTA, T., KUMAGAI, I., MIURA, I. y WATANABE, K., 1987. Unusual genetic codes and a novel gene structure for tRNA-AGY-Ser in starfish mitochondrial DNA. *Gene*, 56: 219-230.

- HINZ, W., KUIPER, J. G. J. y BIEDERMANN, W. 1988. Zur fauna der Pisidien und anderer süßwassermollusken in der Provinz Granada, Südspanien. *Malakologische Abhandlungen*, 13: 119-133.
- HIXON, J. E. y BROWN, W. M., 1986. A comparison of the small ribosomal RNA genes from the mitochondrial DNA of the great apes and humans: sequence, structure, evolution and phylogenetic implications. *Molecular Biology and Evolution*, 3: 1-18.
- HOEH, W. R., STEWART, D. T., SUTHERLAND, B. W. y ZOUROS, E., 1996a. Cytochrome C Oxidase sequence comparisons suggest an unusually high rate of mitochondrial DNA evolution in *Mytilus*. *Molecular Biology and Evolution*, 13(2): 418-421.
- HOEH, W. R., STEWART, D. T., SUTHERLAND, B. W. y ZOUROS, E., 1996b. Multiple origins of gender-associated mitochondrial DNA lineages in bivalves (Mollusca: Bivalvia). *Evolution*, 50(6): 2276-2286.
- HOEH, W. R., STEWART, D. T., SAAVEDRA, C., SUTHERLAND, B. W. y ZOUROS, E., 1997. Phylogenetic evidence for role-reversals of gender-associated mitochondrial DNA in *Mytilus* (Bivalvia: Mytilidae). *Molecular Biology and Evolution*, 14(9): 959-967.
- HOEKSEMA, D. F., 1999. Comments on the proposed conservation of *Hydrobia* Hartmann, 1821 (Mollusca: Gastropoda) and *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805 (currently *Hydrobia acuta* by the replacement of the lectotype of *H. acuta* with a neotype; proposed designation of *Turbo ventrosus* Montagu, 1803 as the type species of *Ventrosia* Radoman, 1977; and proposed emendation of spelling of *Hydrobiina* Mulsant, 1844 (Insecta, Coleoptera) to *Hydrobuisina*, so removing the homonymy with *Hydrobiidae* Troschel, 1857 (Mollusca). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 56(1): 62.
- HOFFMANN, R., BOORE, J. L. y BROWN, W. M., 1992. A novel mitochondrial genome organization in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Genetics*, 131: 397-412.
- HSIU-PING, L. H. P., JEFFRY, B. M. y SHI-KUEI, W., 1996. Paternal mitochondrial DNA differentiation far exceeds maternal mitochondrial DNA and allozyme differentiation in the freshwater mussel, *Anodonta grandis grandis*. *Evolution*, 50(2): 952-957.
- HUET, M., FIORONI, P., OEHLMANN, J. y STROBEN, E., 1995. Comparison of imposex response in three Prosobranch species. *Hydrobiologia*, 309: 29-35.
- HUMPHRIES, J. M., BOOKSTEIN, F. L., CHERNOFF, B., SMITH, G. R., ELDER, R. L. y POSS, S. G., 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology*, 30(3): 291-308.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (ICZN), 1992. Opinion 1664. RISSOIDAE Gray, 1847 (Mollusca: Gastropoda): given precedence over TRUNCATELLIDAE Gray, 1840. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 35(2): 94-96.
- IRWIN, D. M., KOCHER, T. D. y WILSON, A. C., 1991. Evolution of the cytochrome b of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, 32: 128-144.
- JACOBS, H. T., POSAKONY, J. W., GRULA, J. W., ROBERTS, J. W., XIN, J. H., BRITTEN, R. J. y DAVIDSON, E. H., 1983. Mitochondrial DNA sequences in the nuclear genome of *Strongylocentrotus purpuratus*. *Journal of Molecular Biology*, 165: 609-632.

- JACOBS, H. T., ELLIOT, D. J., MATH, V. B. y FARQUHARSON, A., 1988. Nucleotid sequence and gene organization of sea-urchin mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Biology*, 202(2): 185-217.
- JAECKEL, S. G., KLEMM, W. y MEISE, W., 1957. Die land und Sübwassermollusken der nördlichen Balkanhalbinsel. *Abhandlungen und Berichte des Museum für Tierkunde und Völkerrkunde zu Dresden, Reihe A. Zoologie*, 23: 141-205.
- JANSON, K. y WARD, R. D., 1984. Microgeographic variation in allozyme and shell characters in *Littorina saxatilis* Olivi (Prosobranchia: Littorinidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 22(4): 289-307.
- JARNE, P., VIARD, F., DELAY, B. y CUNY, G., 1994. Variable microsatellites in the highly selfing snail *Bulimus truncatus* (Basommatophora: Planorbidae). *Molecular Ecology*, 3: 527-528.
- JOHANNESSON, K.; JOHANNESSON, B y ROLAN-ALVAREZ, E., 1994. Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis*. *Evolution*, 47(6): 1770-1787.
- JOHANSEN, S., GUDDAL, P. H. y JOHANSEN, T., 1990. Organization of the mitochondrial genome of Atlantic cod, *Gardus morhua*. *Nucleic Acids Research*, 18: 411-419.
- JOHNSON, M. S., MURRAY, J. y CLARKE, B., 1986. An electrophoretic analysis of phylogeny and evolutionary rates in the genus *Partula* from the Society Islands. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 227: 161-177.
- KABAT, A. R. y HERSHLER, R., 1993. The Prosobranch snail family Hydrobiidae (Gastropoda: Rissoidea): Review of classification and Supraspecific Taxa. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 547: 1-94.
- KADOLSKY, D., 1999. Comments on the proposed conservation of *Hydrobia* Hartmann, 1821 (Mollusca: Gastropoda) and *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805 (currently *Hydrobia acuta* by the replacement of the lectotype of *H. acuta* with a neotype; proposed designation of *Turbo ventrosus* Montagu, 1803 as the type species of *Ventrosia* Radoman, 1977; and proposed emendation of spelling of Hydrobiina Mulsant, 1844 (Insecta, Coleoptera) to Hydrobuisina, so removing the homonymy with Hydrobiidae Troschel, 1857 (Mollusca). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 56(1): 62-63.
- KENCHINGTON, E. L., RODDICK, D. L., SINGH, R. K. y BIRD, C. J., 1994. Analysis of small-subunit rRNA gene sequences from six families of mollusks. *Journal of Marine Biotechnology*, 1: 215-217.
- KIMURA, M., 1981. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotid sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 78: 454-458.
- KING, T. L., EACKLES, M. S., GTETVAJ, B. y HOEH, W. R., 1999. Intraspecific phylogeography of *Lasmigonia subviridis* (Bivalvia: Unionidae): conservation implications of range discontinuity. *Molecular Ecology*, 8: S65-S78.
- KLINGENBERG, C. P., 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Review*, 73: 79-123.

- KOCHER, T. D., THOMAS, W. K., MEYER, A., EDWARDS, S. V., PÄÄBO, S., VILLABLANCA, F. X. y WILSON, A. C., 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86: 6196-6200.
- KOJIMA, S., SEGAWA, R. y HAYASHI, I., 1997. Genetic differentiation among populations of the Japanes turban shell *Turbo (Batillus) cornutus* corresponding to warm currents. *Marine Ecology Progress Series*, 150: 149-155.
- KRULL, H., 1935. Anatomische Untersuchungen an Einheimischen Prosobranchien und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. *Zoologische Jahrbücher*, 60: 399-464.
- KURABAYASHI, A. y UESHIMA, R., 2000. Complete sequence of the mitochondrial DNA of the primitive opisthobranch gastropod *Pupa strigosa*: systematic implication of the genome organization. *Molecular Biology and Evolution*, 17(2): 266-277.
- KUSCER, L., 1932. Höhlen und Quellenschnecken aus dem Flussgebiet der Ljubljana. *Archiv für Molluskenkunde*, 64(2), 48-62.
- KUSCER, L., 1933. Prispevek k poznavanju podzemskih gastropodov Dalmacije in Hercegovine. *Prirodoslovna Istrazivanja Kraljevine Jugoslavije*, 18: 59-67.
- KUSCER, L., 1935. Zur Kenntnis der Molluskenfauna von Südserbien und Montenegro. *Bulletin de la Société Scientifique de Skopje*, 17: 101-104.
- LA ROCHE, J., SNYDER, M., COOK, D. I., FULLER, K. y ZOUROS, E., 1990. Molecular characterization of a repeat element causing large size variation in the mitochondrial DNA of the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Molecular Biology and Evolution*, 7: 45-64.
- LARSON, A. y WILSON, A. C., 1989. Patterns of ribosomal RNA evolution in salamanders. *Molecular Biology and Evolution*, 6: 131-154.
- LE GALL, S., 1981. Etude expérimentale du facteur morphogénétique contrôlant la différenciation du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata* L. (Mollusque hermaphrodite protandre). *General and Comparative Endocrinology*, 43: 51-62.
- LECANIDOU, R., DOURIS, V. y RODAKIS, G. C., 1994. Novel features of Metazoan mtDNA revealed from sequence analysis of three mitochondrial DNA segments of the land snail *Albinaria turrita* (Gastropoda: Clausiliidae). *Journal of Molecular Evolution*, 38: 369-382.
- LIMA, G. M. y LUTZ, R. A., 1990. The relationship of larval shell morphology to mode of development in marine prosobranch gastropod. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 70: 611-637.
- LINBERG, D. R., 1988. Heterochrony in gastropods: a neontological view. *Topics in Geobiology*, 7: 197-216.
- LIU, H. P., MITTON, J. B. y WU, S. K., 1996. Paternal mitochondrial DNA differentiation far exceeds maternal DNA differentiation in the freshwater mussel, *Anodonta grandis grandis*. *Evolution*, 50: 952-957.

- LÓPEZ-ARMENGOL, M. F., 1996. Taxonomic revision of *Potamolithus agapetus* Pilsbry, 1911, and *Potamolithus buschii* (Frauenfeld, 1865) (Gastropoda: Hydrobiidae). *Malacologia*, 38(1-2): 1-17.
- LYDEARD, C., MULVEY, M. y DAVIS, G. M., 1996. Molecular systematics and evolution of reproductive traits of North American freshwater unionacean mussels (Mollusca: Bivalvia) as inferred from 16SrDNA gene sequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 351: 1593-1603.
- MADURGA, M. C., 1973. Los gasterópodos dulceacuícolas y terrestres del Cuaternario español. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 71: 43-165.
- MANGANELLI, G., BODON, M., CIANFANELLI, S., TALENTI, E. y GIUSTI, F., 1998. New hydrobiids from subterranean waters of eastern Sardinia, Italy (Gastropoda Prosobranchia: Hydrobiidae). *Basteria*, 62: 43-67.
- MARTIN, A. P., KESSING, B. D. y PALUMBI, S. R., 1990. Accuracy of estimating genetic distance between species from short sequences of mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 7(5): 458-488.
- MARTIN, A. P. y PALUMBI, S. R., 1993. Body size, metabolic rate, generation time and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90: 4087-4091.
- MAYR, E., 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Massachusetts.
- MAYR, E. y ASHLOCK, P. D., 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Madrid, 2nd. edition (1991).
- MERILÄ, J., 1997. Expression of genetic variation in body size of the collared flycatcher under different environmental conditions. *Evolution*, 51(2): 526-536.
- MEYER, A., 1993. Evolution of mitochondrial DNA in fishes. *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*, 2: 1-38.
- MITCHELL, S. E., COCKBURN, A. F. y SEAWRIGHT, J. A., 1993. The mitochondrial genome of *Anopheles quadrimaculatus* species A: complete nucleotide sequence and gene organization. *Genome*, 36(6): 1058-1073.
- MÖELLENDORFF, O. F. V., 1873. *Beiträge für Fauna Bosniens*. Görlitz. 73 pp.
- MORITZ, C. y BROWN, W. M., 1987. Tandem duplications in animal mitochondrial DNAs: variation in incidence and gene content among lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 84(20): 7183-7187.
- MULLIS, K., FALOONA, F., SCHARF, S., SAIKI, R., HORN, G. y ERLICH, H. A., 1986. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology*, 51: 263-273.
- NACIRI, Y., VIGOUROUX, Y., DALLAS, J., DESMARAIS, E., DELSERT, C. y BONHOMME, F., 1995. Identification and inheritance of (GA/TC)_n and (AC/GT)_n repeats in the European flat oyster *Ostrea edulis* (L.). *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 4: 83-89.

- NELSON, G., 1994. Homology and systematics. En: *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Hall, B. K. (Ed.). Academic Press, San Diego: 101-149.
- NEWELL, R. C., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 144: 24-45.
- NEWTON, A. F. y THAYER, M. K., 1990. Comment on the proposed placement of Hydrobiidae Troschel, 1857 (Mollusca, Gastropoda) on the official list of Family-Group names. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 47(4): 286-287.
- NIXON, K. C. y WHEELER, Q. D., 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6(3): 211-223.
- OEHLMANN J., STROBEN, E. y FIORONI, P., 1991. The morphological expression of imposex in *Nucella lapillus* (Linnaeus) (Gastropoda: Muricidae). *Journal of Molluscan Studies*, 57: 375-390.
- OKIMOTO, R., CHAMBERLIN, H. M., MacFARLANE, J. L. y WOLSTENHOLME, D. R., 1991. Repeated sequence sets in mitochondrial DNA molecules of root knot nematodes (*Meloidogyne*): nucleotide sequences, genome location and potential for host race identification. *Nucleic Acids Research*, 19: 1619-1626.
- OKIMOTO, R., MacFARLANE, J. L., CLARY, D. O. y WOSTENHOLME, D. R., 1992. The mitochondrial genomes of two nematodes *Caenorhabditis elegans* and *Ascaris suum*. *Genetics*, 130: 471-498.
- OLIVERIO, M., MATTHAEIS, E. y HALLGASS, A., 1992. Genetic divergence between Italian populations of *Marmorana* (*Ambigua*) (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae). *Lavori della Società de Malacologia Italiana (Atti Congresso di Parma, 1990)*, 24: 225-248.
- PÄÄBO, S., 1990. Amplifying ancient DNA. En: *PCR protocols*. M. A. Innes, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky y T. J. White (Eds.). Academic Press, San Diego: 159-166.
- PALADILHE, A., 1867-1869. Nouvelles miscellanées malacologiques. *Revue et Magazine de Zoologie Pure et Appliquée*, (2), 19: 38-53, 88-95.
- PALUMBI, S. R., MARTIN, A., ROMANO, S., McMILLAN, W. O., STICE, L. y GRABOWSKI, G., 1991. *The Simple Fool's Guide to PCR*. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, Univ. Hawaii, Honolulu.
- PALUMBI, S. R., 1996. Nucleic Acids II: the polymerase Chain Reaction. En: *Molecular systematics*. Second edition. Hillis, D. M., Moritz, G. y Mable, B. K. (Eds.). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts: 205-247.
- PATTERSON, C., 1982. Morphological characters and homology. En: *Problems of phylogenetic reconstruction*. Joysey, K. A. y Friday, A. E. (Eds.). Systematics Association Special Volume, 21: 21-74.
- PERDICES, A., DOADRIO, I., CÔTÉ, I. M., MACHORDOM, A., ECONOMIDIS, P. y REYNOLDS, J. D., 2000. Genetic divergence and origin of Mediterranean populations of the river blenny *Salaria fluviatilis* (Teleostei: Blenniidae). *Copeia*, 3: 723-731.

- PHILIPPE, H., 1992. *MUST. Management Utilitarians for Sequences and Trees*. Université Paris Sud, Orsay.
- POLLONERA, C., 1898. Intorno ad alcune Conchiglie del Friuli. *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 13: 334.
- PONDER, W. F., 1966. On a subterranean snail and a tornid from New Zealand. *Journal of the Malacological Society of Australia*, 10: 35-40.
- PONDER, W. F., 1982. Hydrobiidae of Lord Howe Island (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 33: 89-159.
- PONDER, W. F., 1984. A review of the genera of the Iravadiidae (Gastropoda: Rissoacea) with an assessment of the relationships of the family. *Malacologia*, 25(1): 21-71.
- PONDER, W. F., 1988. The Truncatelloidean (=Rissoacean) radiation. A preliminary phylogeny: prosobranch phylogeny. *Malacological Review*, supplement 4: 129-164.
- PONDER, W. F., 1991. The Eastern seaboard species of *Jardinella* (Mollusca, Gastropoda, Hydrobiidae), Queensland Rainforest-Inhabiting freshwater snail derived from the west. *Records of the Australian Museum*, 43: 275-289.
- PONDER, W. F. y CLARK, G. A., 1988. A morphological and electrophoretic examination of "*Hydrobia buccinoides*", a variable brackish-water gastropod from temperate Australia (Mollusca: Hydrobiidae). *Australian Journal of Zoology*, 36: 661-89.
- PONDER, W. F. y WARREN, A., 1988. Classification of the Caenogastropoda and Heterostrophoda - a list of the family- group names and higher taxa. *Malacological Review*, supplement. 4: 288-326.
- PONDER, W. F., HERSHLER, R. y JENKINS, B., 1989. An endemic radiation of Hydrobiid snails from artesian springs in Northern South Australia: their taxonomy, physiology, distribution and anatomy. *Malacologia*, 31(1): 1-140.
- PONDER, W. F., y CLARK, G. A., 1990. A radiation of Hydrobiid snails in threatened artesian springs in western Queensland. *Records of the Australian Museum*, 42: 301-363.
- PONDER, W. F., COLGAN, D. J., CLARK, G. A., 1991. The morphology, taxonomy and genetic structure of *Tatea* (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae), estuarine snails from temperate Australia. *Australian Journal of Zoology*, 39: 447-497.
- PONDER, W. F., CLARK, G. A., MILLER, A. C. y TOLUZZI, A., 1993. On a major radiation of freshwater snails in Tasmania and eastern Victoria: a preliminary overview of the *Beddomeia* group (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae). *Invertebrate Taxonomy*, 5: 501-750.
- PONDER, W. F., COLGAN, D. J., CLARK, G. A. y MILLER, A. C. y TERZIS, T., 1994. Microgeographic, genetic and morphological differentiation of freshwater snails. The Hydrobiidae of Wilsons Promontory, Victoria, South-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 42: 557-678.

- PONDER, W. F., EGGLE, P. y COLGAN, D. J., 1995. Genetic differentiation of aquatic snails (Gastropoda: Hydrobiidae) from artesian springs in arid Australia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56: 553-596.
- PONDER, W. F., y LINDBERG, D. R., 1996. Gastropod phylogeny- challenges for the 90s. En: *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*: 135-154. The Malacological Society of London. Oxford University Press.
- PONDER, W. F., y LINDBERG, D. R., 1997. Towards a phylogeny of gastropod mollusc: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, 119: 83-265.
- POSADA, D. y CRANDALL, K. A., 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14(9): 817-818.
- QU, L. H., NICOLOSO, M. y BACHELLERIE, J. P., 1989. Phylogenetic calibration of the 5' terminal domain of large rRNA achieved by determining twenty eucaryotic sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 28: 113-124.
- RADOMAN, P., 1966. Die Gattungen *Pseudamnicola* und *Horatia*. *Archiv für Molluskenkunde*, 95(5/6): 243-253.
- RADOMAN, P., 1969. On the taxonomy and Biogeography of Hydrobiidae. *Malacologia*, 9(1): 173-177.
- RADOMAN, P., 1973. New classification of fresh and brackish water Prosobranchia from the Balkans and Asia Minor. *Posebno Izdanie Prirodonaučen Muzej na Makedonija*, 32: 1-30.
- RADOMAN, P., 1978a. Neue Vertreter der Gruppe Hydrobioidea von der Balkanhalbinsel. *Archiv für Molluskenkunde*, 109(1/3): 27-44.
- RADOMAN, P., 1978b. A new genus, *Pseudoislamia*, and new representatives of the genera *Islamia* and *Parabythinella*. *Glasnik prirodnjackog muzeja i Beogradu serija B Bioloske Nauke*, 33: 23-27.
- RADOMAN, P., 1983. Hydrobioidea, a superfamily of Prosobranchia (Gastropoda). I Systematics. *Monographs of the Serbian Academy of Sciences and Arts*, 547, Department of Sciences, Beograd, 57: 1-256.
- RAMOS, M. A., ROLÁN, E. y MORENO, D., 1992. New data on the genus *Horatia* (Prosobranchia, Hydrobioidea) in the Iberian Peninsula. *Abstracts 11th International Malacological Congress*, F. Giusti and G. Manganelli (Eds.), Siena: 484-485.
- RAMOS, M. A., ARCONADA, B. y ROLÁN, E., 1995. On a new *Horatia* species group in the Iberian Peninsula (Prosobranchia, Hydrobiidae). *Abstracts 12th International Malacological Congress*, A. Guerra, E. Rolán y F. Rocha (Eds.), Vigo: 47-49.
- RAMOS, M. A., ARCONADA, B., ROLÁN, E. y MORENO, D., 2000. A new genus and a new species of Hydrobiid snail (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae) from Eastern Spain. *Malacologia*, 42(1): 75-101.

- REID, D. G., RUMBAK, E. y THOMAS, R. H., 1996. DNA, morphology and fossils: phylogeny and evolutionary rates of the gastropod genus *Littorina*. *Royal Society Philosophical Transactions Biological Sciences*, 351(1342): 877-895.
- REMIGIO, E. A. y BLAIR, D., 1997. Molecular systematics of the freshwater snail family Lymnaeidae (Pulmonata: Basommatophora) utilising mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Journal of Molluscan Studies*, 63: 173-185.
- ROE, B. A., MA, D. P., WILSON, R. K. y WONG, J. F. H., 1985. The complete nucleotide sequence of the *Xenopus laevis* mitochondrial genome. *Journal of Biological Chemistry*, 260: 9759-9774.
- ROLÁN, E., 1989. Aportaciones al conocimiento de *Belgrandiella rolandi* Boeters, 1986 (Gastropoda, Hydrobiidae). *Publicacoes Ocasionais da Sociedade Portuguesa de Malacologia*, 13: 51-62.
- ROLÁN, E., 1990. *Belgrandia lusitanica* Paladilhe, una especie en riesgo de extinción. *Publicacoes Ocasionais da Sociedade Portuguesa de Malacologia*, 14: 11-16.
- ROLÁN, E., 1993. El género *Belgrandiella* Wagner, 1927 en el norte de la Península Ibérica con descripción de tres especies nuevas (Mollusca, Gastropoda, Hydrobiidae). *Thalassas*, [1991], 9: 99-122.
- ROLÁN-ÁLVAREZ, E. y ROLÁN, E., 1995. The subspecies concept, its applicability in taxonomy and relationship to speciation. *Argonauta*, 9(7-9): 1-4.
- ROLÁN-ÁLVAREZ, E., ZAPATA, C. y ÁLVAREZ, G., 1995. Distinct genetic subdivision in sympatric and sibling species of the genus *Littorina* (Gastropoda: Littorinidae). *Heredity*, 74: 1-9.
- ROSEN, D. E., 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27(2): 159-188.
- ROSENBERG, G., TILLIER, S., TILLIER, A., KUNCIO, G. S., HANLON, R. T., MASSELOT, M. y WILLIAMS, C. J., 1997. Ribosomal RNA phylogeny of selected major clades in the Mollusca. *Journal of Molluscan Studies*, 63: 301-309.
- ROSENHAUER, W. G., 1856. *Die Thiere Andalusiens nach dem Resultate einer Reisezusammengestellt, nebst den Beschreibungen von 249 neuen oder bis jetzt noch unbeschriebenen Gattungen und Arten*. Erlangen. 429 pp.
- ROTH, V. L., 1988. The biological basis of homology. En: *Ontogeny and Systematics*. C. J. Humphries (Ed.). Columbia University Press, New York: 1-26.
- ROTHSCHILD, M., 1938. Further observations on the effect of trematode parasites in *Peringia ulvae* (Pennant 1777). *Novitates Zoologicae*, 41: 84-102.
- ROTHSCHILD, A. y ROTHSCCHILD, M. 1939. Some observations on the growth of *Peringia ulvae* (Pennant) 1777 in the laboratory. *Novitates Zoologicae*, 41: 240-247.
- ROYO, J., 1922. *El Mioceno continental Ibérico y su fauna malacológica*. Comisión de Investigaciones paleontológicas y prehistóricas. Junta para ampliacion de estudios e investigacio-

- nes científicas. Memoria nº 30 (serie paleontológica nº 5). Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- RUMBAK, E., REID, D. G. y THOMAS, R. H., 1994. Reconstruction of phylogeny of 11 species of *Littorina* (Gastropoda:Littorinidae) using mitochondrial DNA sequence data. *The Nautilus*, supplement, 2: 91-97.
- SAIKI, R., SCHARF, S., FALOONA, F., MULLIS, K. B., HORN, G. T., ERLICH, H. A. y ARNHEIM, N., 1985. Enzymatic amplification of β -globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science*, 230: 1350-1354.
- SAITOU, N. y NEI, M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4: 406-425.
- SANGER, F., NICKLEN, S. y COULSON, A. R., 1977. DNA sequencing with chain terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 74: 5463-5467.
- SATTA, Y., TOYOHARA, N., OHTAKA, C., TATSUNO, Y., WATANABE, T. K., MATSUURA, E. T., CHIGUSA, S. I. y TAKAHATA, N., 1988. Dubious maternal inheritance of mitochondrial DNA in *D. simulans* and evolution of *D. mauritiana*. *Genetic Research*, 52: 1-6.
- SCHULTE-OEHLMANN, U., OEHLMANN, J., FIORONI, P. y BAUER, B., 1997. Imposex and reproductive failure in *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia). *Marine Biology*, 128(2): 257-266.
- SCHÜTT, V. H., 1961. Das genus *Horatia* Bourguignat. *Archiv für Molluskenkunde*, 90(173): 69-77.
- SCHÜTT, V. H., 1980. Zur kenntnis griechischer Hydrobiiden. *Archiv für Molluskenkunde*, 110(4-6): 115-149.
- SCHÜTT, V. H., 1991. A contribution to the knowledge of some inland water hydrobiid snails in Israel (Gastropoda, Prosobranchia). *Basteria*, 55(4-6): 129-137.
- SEILACHER, A., 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft bottom dwellers. *Paleontology (Durham)*, 27(2): 207-237.
- SHAW, P. W., 1997. Polymorphic microsatellite markers in a cephalopod: the veined squid *Loligo forbesi*. *Molecular Ecology*, 6: 297-298.
- SIMON, C., FRATI, F., BECKENBACH, A., CRESPI, B., LIU, H. y FLOOK, P., 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(6): 651-701.
- SLATKIN, M., 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 393-430.
- SMALL, M. P. y CHAPMAN, R. W., 1997. Intraspecific variation in the 16S ribosomal gene of *Crassostrea virginica*. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 6(3): 189-196.

- SMITH, A. B., 1994. Rooting molecular trees: problems and strategies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 51: 279-292.
- SMITH, B. S., 1971. Sexualitu in the American mud snail, *Nassarius obsoletus* Say. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 39: 377.
- SMITH, M. F., BANFIELD, D. K., DOTEVA, K., GORSKI, S. y KOWBEL, D. J., 1989. Gene arrangement in sea star mitochondrial DNA demonstrates a major inversion event during echinoderm evolution. *Gene*, 76: 181-185.
- SMITH, M. F., THOMAS, W. K. y PATTON, J. L., 1992. Mitochondrial DNA-like sequence in the nuclear genome of an akodontine rodent. *Molecular Biology and Evolution*, 9: 204-215.
- SNYDER, M., FRASER, A. R., LAROCHE, J., GARTNER-KEPKAY, K. E. y ZOUROS, E., 1987. Atypical mitochondrial DNA from the deep-sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 84: 7595-7599.
- SOLEM, A., 1976. *Endodontoid land snails from Pacific islands (Mollusca: Pulmonata: Sigmurethra)*, Part 1: *Family Endodontidae*. Chicago: Field Museum of Natural History. 508 pp.
- SOLEM, A. y YOCHELSON, E. L., 1979. North American Paleozoic land snails, with a summary of other Paleozoic nonmarine snails. *United States Geological Survey Professional Paper*, 1072.
- SPOLSKY, C. M., DAVIS, G. M. y YI, Z., 1996. Sequencing methodology and phylogenetic analysis: cytochrome b gene sequence reveals significant diversity in chinese populations of *Oncomelania* (Gastropoda: Pomatiopsidae). *Malacologia*, 38(1-2): 213-221.
- STAROBOGATOV, Y. I., 1970. *Fauna molliuskov i zoogeograficheskoe raionirovaie kontinental nykh vodoemov zemnogo shara (Fauna of Molluscs and Zoogeographical separation into districts of the continental water reservoirs of the world)*. Zoologicheskii Institut, Akademiia Nauk SSSR. Leningrad. 372 pag.
- STEPIEN, C. A., HUBERS, A. N. y SIDMMORE, J. L., 1999. Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive dreisenoid and corbiculoid bivalves in North America: phylogenetic signal from mitochondrial 16SrDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13(1): 31-49.
- STEWART, D. T., SAAVEDRA, C., RIGBY, R., BALL, A. O. y ZOUROS, E., 1995. Male and female mitochondrial DNA lineages in the blue mussel (*Mytilus edulis*) species group. *Molecular Biology and Evolution*, 12: 735-747.
- STROBEN, E., OEHLMANN, J. y FIORONI, P., 1992. The morphological expression of imposex in *Hinia reticulata* (Gastropoda: Buccinidae): a potential indicator of tributyltin pollution. *Marine Biology*, 113(4): 625-636.
- STURANY, R y WAGNER, A. J., 1914. Über schalentragende Landmollusken aus Albanien und Nachbargebieten. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften-Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse — Wien*, 91: 19-120.

- SUNDBERG, P., 1989. Shape and Size-Constrained Principal Component Analysis. *Systematic Zoology*, 38(2): 166-189.
- SWOFFORD, D. L., 2000. *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4*. Sinauer Associate, Sunderland, Massachusetts.
- TAKEDA, N., 1982. Notes on the fine structure of the head-wart in some terrestrial snails. *Veliger*, 24: 328-330.
- TATSUOKA, M., 1971. *Multivariate analysis: techniques for educational and psychological research*. Wiley and Sons, New York.
- TAYLOR, D. W., 1966. A remarkable snail fauna from Coahuila, Mexico. *Veliger*, 9: 152-228.
- TAYLOR, D. W. y SOHL, 1962. An outline of gastropod classification. *Malacologia*, 1(1): 7-32.
- TERRET, J. A., MILES, S. y THOMAS, R. H., 1996. Complete DNA sequence of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Stylommatophora). *Journal of Molecular Evolution*, 42: 160-168.
- THIELE, J., 1929-1935. *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*. Jena.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1982. Données sur la biologie sexuelle des Rissoïdæ (Mollusca: Prosobranchia). *International Journal of Invertebrate Reproduction*, 5: 167-180.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Serie Plankton*, 4: 1-523.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review*, 25: 1-45.
- TOMKINSON, A. E., BONK R. T. y LINN, S., 1988. Mitochondrial endonuclease activities specific for apurinic/apyrimidinic sites in DNA from mouse cells. *Journal of Biological Chemistry*, 263: 12532-12537.
- TOMKINSON, A. E., BONK R. T., KIM, J., BARTFELD, N. y LINN, S., 1990. Mammalian mitochondrial endonuclease activities specific for ultraviolet-irradiated DNA. *Nucleic Acids Research*, 18: 929-935.
- TZAGOLOFF, A. y MYERS, A. M., 1986. Genetics of mitochondrial biogenesis. *Annual Review of Biochemistry*, 55: 249-285.
- VALVERDE, J. R., 1993. *Caracterización del genoma mitocondrial de Artemia franciscana*. Tesis doctoral. Facultad de Medicina. Universidad Autónoma de Madrid.
- VAWTER, L. y BROWN, W. M., 1993. Rates and patterns of base change in the small subunit ribosomal RNA gene. *Genetics*, 134: 597-608.
- VOGLER, A. P. y DeSALLE, R., 1994. Evolution and phylogenetic information content of the ITS-1 region in the tiger beetle *Cicindela dorsalis*. *Molecular Biology and Evolution*, 11: 393-405.
- VOLTZOW, J., 1994. Gastropoda: Prosobranchia. En: *Microscopic anatomy of invertebrates*, Mollusca 1, 5: 111-252. Harrison, F. W. y Kohn, A. J. (Eds). Wiley-Liss, New York.

- WAGNER, G. P., 1989. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution*, 43(6): 1157-1171.
- WARD, R. D., 1990. Biochemical genetic variation in the genus *Littorina* (Prosobranchia: Mollusca). *Hydrobiologia*, 193: 53-69.
- WARRIOR, R. y GALL, J., 1985. The mitochondrial DNA of *Hydra attenuata* and *Hydra littoralis* consists of two linear molecules. *Archives des Sciences (Genève)*, 38: 439-445.
- WEBBER, H. H., 1977. Gastropoda: Prosobranchia. En: *Reproduction of Marine Invertebrates*, vol. IV. A. C. Giese y J. S. Pearse (Eds.). Academic Press, New York: 1-97.
- WENZ, W., 1938-1944. Gastropoda. En: *Handbuch der Paläozoologie*, Bd. 6, Teil 1; Berlin-Zehlendorf.
- WHEELER, W. C. y HONEYCUTT, R. L., 1988. Paired sequence difference in ribosomal RNAs: evolutionary and phylogenetic implications. *Molecular Biology and Evolution*, 5(1): 90-96.
- WHITE, L. R., McPHERON, B. A., y STAUFFER Jr., J. R., 1996. Molecular genetic identification tools for the unionids of French Creek, Pennsylvania. *Malacologia*, 38: 181-202.
- WILLIAMS, G. C., 1992. *Natural selection: domains, levels and challenges*. Oxford University Press, Oxford. 208 pp.
- WINNEPENNINCKX, B., BACKELJAU, T., VAN DER PEER, Y. y WACHTER, R., 1992. Structure of the small ribosomal subunit RNA of the pulmonate snail, *Limicolaria kambeul*, and phylogenetic analysis of the Metazoa. *FEBS (Federation of European Biochemical Societies) Letters*, 309(2): 123-126.
- WINNEPENNINCKX, B., BACKELJAU, T. y WACHTER, R., 1993. Extraction of high molecular weight DNA from molluscs. *Trends in Genetics*, 9: 407.
- WINNEPENNINCKX, B. y BACKELJAU, T., 1993. Isolation and characterization of microsatellite markers in the periwinkle *Littorina striata* King y Broderip, 1832 (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia). *Molecular Ecology*, 7: 1253-1254.
- WINNEPENNINCKX, B., BACKELJAU, T. y WACHTER, R., 1994. Small ribosomal subunit RNA and the phylogeny of Mollusca. *Nautilus*, 2, supplement: 98-110.
- WOLSTENHOLME, D. R., y CLARY, D. O., 1985. Sequence evolution of *Drosophila* mitochondrial DNA. *Genetics*, 109: 725-744.
- WRIGHT, W. G., 1988. Sex change in the Mollusca. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 137-140.
- WRIGHT, W. G., 1989. Intraspecific density mediates sex-change in the territorial patellacean *Lottia gigantea*. *Marine Biology*, 100: 353-364.
- YU-WEN y ZHU, X. G., 1990. Discovery of non-marine gastropods from Upper Permian Xiaolongkou formation of Jimsar, Xinjiang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 29(1) 1990: 54-62.

- ZHANG, D. X. y HEWITT, G. M., 1996. Nuclear integrations: challenges for mitochondrial DNA markers. *TREE (Trends in Ecology and Evolution)*, 11(6): 247-251.
- ZOUROS, E., FREEMAN, K. R., BALL, A. y POGSON, G. H., 1992. Direct evidence for extensive paternal mitochondrial DNA inheritance in the marine mussel *Mytilus*. *Nature*, 359: 412-414.

IX — APÉNDICES

Apéndice 1. Listado alfabético de los moluscos mencionados en el texto. Incluye la denominación actual, el autor y el año de descripción de cada especie.

- Acicula lineata* (Draparnaud, 1801)
Acroloxus Beck, 1837
Albinaria Vest, 1867
Albinaria coerulea Rossmässler, 1835
Albinaria turrita (Pfeiffer, 1850)
Alvania cancellata (Da Costa, 1779)
Alvania cimes (Linnaeus, 1758)
Ancylus Müller, 1774
Ancylus fluviatilis (Müller, 1774)
Antibaria Radoman, 1973
Antillobia margalefi Altaba, 1993
Arganiella Giusti y Pezzoli, 1980
Arganiella pescei Giusti y Pezzoli, 1980
Ascorhis victoriae (Martens, 1878)
Atebania Ghamizi, Bodon, Boulal y Giusti, 1999
Avenionia Nicolas, 1882
Balconorbis Hershler y Longley, 1986
Belgrandia Bourguignat, 1869
Belgrandiella Wagner, 1927
Belgrandiella asturica (Boeters y Rolán, 1988)
Boetersiella Arconada y Ramos, 2000
Boetersiella davisi Arconada y Ramos, 2000
Boetersiella sturmi (Rosenhauer, 1856)
Bracenia Radoman, 1973
Bythinella Moquin-Tandon, 1856
Bythinia leachi Sheppard, 1823
Bythinia tentaculata Linnaeus, 1758
Cepaea nemoralis (Linnaeus, 1758)
Chondrobasis Arconada y Ramos, 2000
Chondrobasis levantina Arconada y Ramos, 2000
Crassostrea ariakensis Fujita en Wakiya, 1929
Crassostrea gigas (Thunberg, 1793)
Crassostrea virginica (Gmelin, 1791)
Daphniola Radoman, 1973
Daudebardiella Boettger, 1905
Durangonella coahuilae (Hershler y Thompson, 1992)
Emmericiella novimundi (Hershler y Thompson, 1992)
Erythropomatiana Radoman, 1978
Falniowskia neglectissimum Falniowski y Steffek, 1989
Ferrisia Walker, 1903
Fissuria Boeters, 1981
Fissuria boui Boeters, 1981
Fissuria fezi (Altimira, 1960)
Fissuria planospira Bodon, Cianfanelli y Talenti, 1996
Fluvidona Iredale, 1937
Fluviopupa Pilsbry, 1911
Fonscochlea zeidleri Ponder, Hershler y Jenkins, 1989
Fontigens nickliniana (Lea, 1838)
Gammatricula Davis, Liu y Chen, 1990
Gammatricula chinensis Davis, Liu y Chen, 1990
Gocca Hadzisce, 1956
Gyraulus Agassiz en Charpentier, 1837
Hauffenia Pollonera, 1898
Hauffenia (Hauffenia) michleri Kuser, 1932
Hauffenia (Hauffenia) tovunica Radoman, 1978
Hauffenia (Neohoratia) kusceri Bole, 1961
Hauffenia (Neohoratia) media Bole, 1961
Hauffenia (Neohoratia) minuta (Müller, 1774)
Hauffenia (N.) minuta consolationis Bernasconi, 1985
Hauffenia (N.) minuta globulina (Paladilhe, 1866)
Hauffenia (N.) minuta spirata Bernasconi, 1975
Hauffenia tellinii Pollonera, 1898
Hauffenia tovunica Radoman, 1978
Hauffenia (Vrania) wagneri Kuser, 1928
Hauffenia (Vrania) kerschneri (Zimmermann, 1930)
Hauffenia wienerwaldensis Haase, 1992
Heleobops carrikeri (Davis y McKee, 1989)
Hemistomia Crosse, 1872
Hinia obsoleta Say, 1822
Hinia reticulata (Linnaeus, 1758)
Horatia Bourguignat 1887
Horatia gatoa Boeters, 1980
Horatia klecakiana Bourguignat, 1887
Hydrobia Hartmann, 1821
Hydrobia buccinoides (Quoy y Gaimard, 1835)
Hydrobia minoricensis (Paladilhe, 1875)
Hydrobia neglecta Muus, 1963
Hydrobia truncata Vanatta, 1924
Hydrobia pontieuxini (Radoman, 1973)
Hydrobia ulvae (Pennant, 1777)
Hydrobia valvaetiformis Möellendorff, 1873
Islamia Radoman, 1973
Islamia anatolica Radoman, 1973
Islamia ateni (Boeters, 1969)
Islamia bendidis Reischütz, 1988
Islamia bosniaca Radoman, 1973
Islamia bunarbasa Schütt, 1964
Islamia cianensis Bodon, Manganelli, Sparacio y Giusti, 1995
Islamia (?) coronadoi Bourguignat, 1870
Islamia gaiteri Bodon, Manganelli, Sparacio y Giusti, 1995
Islamia globulus globulus (Bofill, 1909)
Islamia globulus lagari Altimira, 1960
Islamia graeca Radoman, 1973
Islamia latina Radoman, 1973
Islamia pseudorientalica Radoman, 1973
Islamia pusilla Piersanti, 1952
Islamia sarda Esu, 1986
Islamia schuelei (Boeters, 1981)
Islamia servaini (Bourguignat, 1887)
Islamia trichoniana Radoman, 1978
Islamia valvaetiformis Möllendorf, 1873
Islamia zermanica Radoman, 1973
Jardinella canaroonensis Ponder y Clark, 1990
Jardinella exigua Ponder y Clark, 1990
Jardinella jesswiseae Ponder y Clark, 1990
Katharina tunicata (Wood, 1815)
Kerkia Radoman, 1978
Kerkia brezicensis Bodon y Cianfanelli, 1996
Kerkia kusceri Bole, 1961
Kirelia carinata Radoman 1973
Lithoglyphopsis modesta (Gredler, 1886)
Littorina littorea (Linnaeus, 1758)

- Littorina scutulata* Gould, 1849
Lyhndia Hadzisce 1956
Lymnaea Lamarck, 1799
Lymnaea palustris (Müller, 1774)
Lymnaea peregra (Müller, 1774)
Lymnaea truncatula (Müller, 1774)
Melanopsis Férussac, 1807
Mercuria Fagot, 1892
Microna saxatilis lacheinieri (Boeters, 1970)
Mienisiella (Schütt, 1991)
Moitessieria Bourguignat, 1863
Mytilus Linnaeus, 1758
Mytilus edulis Linnaeus, 1758
Neohoratia Schütt, 1961
Nucella lapillus (Linnaeus, 1758)
Ocenebra erinacea (Linnaeus, 1758)
Ohridohauffenia Hadzisce 1956
Ohridohauffenia depressa Radoman, 1965
Ohridohoratia Hadzisce, 1956
Ohridohoratia pygmaea Westerlund, 1902
Ohrigocea Hadzisce, 1956
Paludina Lamarck, 1816
Paxillostium nanum (Gardner, 1970)
Pezzolia Bodon y Giusti, 1986
Phreatodrobia Hershler y Longley, 1986
Phreatodrobia rotunda Hershler y Longley, 1986
Physa acuta (Draparnaud, 1805)
Pisidium Pfeiffer, 1821
Pisidium casertanum (Poli, 1791)
Pisidium nitidum Jennyns, 1832
Pisidium personatum Malm, 1855
Pisidium subtruncatum Malm, 1855
Pomatias elegans (Müller, 1774)
Pontobelgrandiella nitida Angelov, 1972
Potamolithus agapetus Pilsbry, 1911
Potamolithus buschii (Frauenfeld, 1865)
Potamolithus ribeirensis (Davis y Silva, 1984)
Potamopyrgus antipodarum (Gray, 1843)
Prespolitorea Radoman, 1973
Pristinicola Hershler, Frest, Johannes, Bowler y Thompson, 1994
Pseudamnicola Paulucci, 1878
Pseudamnicola (*Corrosella*) *falkneri* Boeters, 1970
Pseudamnicola (*Corrosella*) *luisi* Boeters, 1984
Pseudamnicola hinzi Boeters, 1986
Pseudamnicola navasiana (Fagot, 1907)
Pseudamnicola (*Pseudamnicola*) *spirata* (Paladilhe, 1869)
Pseudoaveniona Bodon y Giusti, 1982
Pseudohauffenia azarum (Boeters y Rolán, 1998)
Pseudohoratia Radoman, 1967
Pseudoislamia Radoman, 1978
Pupa strigosa (Gould, 1859)
Pyrgulopsis Call y Pilsbry, 1886
Rissoa auriscalpium (Linnaeus, 1758)
Rissoa bruguieri Payraudeau, 1826
Rissoa ventricosa Desmarest, 1814
Rissoa violacea Desmarest, 1814
Sadleriana Clessin 1890
Sardohoratia Manganelli, Bodon, Cianfanelli, Talenti y Giusti, 1998
Sardohoratia sulcata Manganelli, Bodon, Cianfanelli, Talenti y Giusti, 1998
Semisalsa Bourguignat, 1876
Spurwinkia salsa (Pilsbry, 1905)
Succinea Draparnaud, 1801
Tarraconia Ramos y Arconada, 2000
Tarraconia gasulli (Boeters, 1981)
Tarraconia rohani Ramos, Arconada y Moreno, 2000
Taylorconcha Hershler, Frest, Johannes, Bowler y Thompson, 1994
Terranigra Radoman, 1978
Theodoxus Monfort, 1810
Theodoxus fluviatilis (Linnaeus, 1758)
Trochydrobia Ponder, Hershler y Jenkins, 1989
Trochydrobia punicea Ponder, Hershler y Jenkins, 1989
Turkorientalia anatolica Radoman, 1973
Valvata (Müller, 1774)
Valvata coronadoi Bourguignat, 1870
Valvata cristata (Müller, 1774)
Valvata exilis (Paladilhe, 1867)
Valvata minuta Draparnaud, 1805
Valvata piscinalis (Müller, 1774)
Valvata schlosseri (Müller, 1774)
Valvata subpiscinalis Kuscer, 1932
Ventrosia stagnorum Gmelin, 1791
Vinodolia Radoman, 1973
Vrania Radoman, 1978
Zaumia Radoman, 1973
Zavalia Radoman, 1973

Apéndice 2. Tabla de localidades y mapa referenciado con coordenadas geográficas (UTM).

Nº	LOCALIDAD	PROVINCIA	U.T.M.	ESPECIE 1	ESPECIE 2
1	Río Amadoiro (Iotico), Relleu	Alicante	30SYH37	<i>Chondrobasis levantina</i>	
2	Río Amadoiro (léntico), Relleu	Alicante	30SYH37	<i>Chondrobasis levantina</i>	
3	Font del Moro, Fonts de L'Algar, Callosa d'en Sarriá	Alicante	30SYH58	<i>Islamia aitanica</i>	
4	Fuente de Moli Montes, Segres (Agres)	Alicante	30SYH19	<i>Islamia aitanica</i>	
5	Torremanzanas	Alicante	30SYH27	<i>Islamia aitanica</i>	
6	Fuente Reyinyosa, Bolulla	Alicante	30SYH58	<i>Islamia aitanica</i>	
7	Font de Azut, Alfafar	Alicante	30SYH19	<i>Islamia aitanica</i>	
8	Manantial Nacimiento, Turrillas	Almería	30SWF69	<i>Islamia schuelelei</i>	
9	Nacimiento del río Andarax y canal, Laujar de Andarax	Almería	30SWF09	<i>Islamia schuelelei</i>	
10	Fuente Los Minutos, Sierra Alhamilla, Turrillas	Almería	30SWF69	<i>Islamia schuelelei</i>	
11	Fuente del Agua, Lucainena de las Torres	Almería	30SWF79	<i>Islamia schuelelei</i>	
12	Regato y balsa Marchal de Antón López	Almería	30SWF38	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
13	Río Andarax, Laujar de Andarax	Almería	30SWF09	<i>Islamia schuelelei</i>	
14	Vélez-Blanco	Almería	30SWG77	<i>Islamia schuelelei</i>	
15	Fuente del Agua.Lucainena de las Torres	Almería	30SWF79	<i>Islamia schuelelei</i>	
16	Nacimiento del río Andarax, Laujar de Andarax	Almería	30SWF09	<i>Islamia schuelelei</i>	
17	Sierra de Gádor, a la salida de Félix	Almería	30SWF28	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
18	Balsa de Berchul, Félix (Sierra de Gádor)	Almería	30SWF28	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
19	Nacimiento próximo a la Balsa de Berchul, Félix, Sierra de Gádor	Almería	30SWF28	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
20	Fuente Talama, Bayarcal	Almería	30SWF09	<i>Islamia schuelelei</i>	
21	Arroyo en Cabo Peñas	Asturias	30TTP62	<i>Pseudohauffenia azarum</i>	
22	Fuente La Fontona, Borondes, Ayto. de Grado	Asturias	29TQJ40	<i>Pseudohauffenia azarum</i>	
23	Pilón entre Balbordón y Quintana, cerca de Pola de Siero	Asturias	29TQJ40	<i>Pseudohauffenia azarum</i>	
24	Pozo del Agua, Ventafresnedo, Ayto. de la Masón	Asturias	30TUN34	<i>Pseudohauffenia azarum</i>	
25	Fuente de La Regina,Valle de Santa Ana	Badajoz	29SPC94	<i>Arganiella tartessica</i>	
26	Fuente Abariego, Valle de Santa Ana	Badajoz	29SPC94	<i>Arganiella tartessica</i>	
27	Torrente de Can Perers, Gavá	Barcelona	31TDF17	<i>Islamia globulus lagari</i>	
28	Fuente Les Dous, Torrellas de Foix	Barcelona	31TCF78	<i>Islamia globulus lagari</i>	
29	Roturas	Cáceres	30STJ88	<i>Pseudokerkia aurorii</i>	
30	Sierra Altamira, en la carretera de Puerto Rey	Cáceres	30SUJ29	<i>Pseudokerkia aurorii</i>	
31	Fuente entre Hervás y Jerte	Cáceres	30TTK55	<i>Pseudokerkia aurorii</i>	
32	Robladillo de Gata	Cáceres	29TQE06	<i>Islamia schuelelei</i>	
33	Manantial en Prado del Rey, en dirección a Villamartín	Cádiz	30STF86	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
34	Algodonales	Cádiz	30STF88	<i>Islamia schuelelei</i>	
35	Benamahoma	Cádiz	30STF87	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
36	Fuente de Los Palominos, Zahara	Cádiz	30STF87	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
37	El Bañador, Altura	Castellón	30SYK11	<i>Tarraconia gasulli</i>	
38	Acequia, Navajas	Castellón	30SYK11	<i>Tarraconia gasulli</i>	
39	Fuente San Miguel, Viver	Castellón	30SYK02	<i>Chondrobasis levantina</i>	
40	Manantial La Esperanza,Navajas	Castellón	30SYK11	<i>Tarraconia gasulli</i>	
41	Fuente Ragudo, Viver	Castellón	30SYK02	<i>Chondrobasis levantina</i>	
42	Fuente los Nogales,Benafer	Castellón	30SYK02	<i>Chondrobasis levantina</i>	
43	Fuente de La Peña, Navajas	Castellón	30SYK11	<i>Fissuria fezi</i>	
44	Ermita Nª Sra. de la Esperanza, Segorbe	Castellón	30SYK11	<i>Tarraconia gasulli</i>	
45	Fuente de Las Provincias, Segorbe	Castellón	30SYK11	<i>Tarraconia gasulli</i>	
46	Fuente La Peña, Navajas	Castellón	30SYK11	<i>Fissuria fezi</i>	
47	Ojos del Prado (El Tobé), Viver	Castellón	30SYK02	<i>Chondrobasis levantina</i>	
48	Fuente Bajera, Almedinilla	Córdoba	30SVG40	<i>Actenidia baetica</i>	
49	Fuente del Piojo, Molino del cura, Almedinilla	Córdoba	30SVG04	<i>Actenidia baetica</i>	
50	Nacimiento a la salida de Priego de Córdoba	Córdoba	30SUG94	<i>Actenidia baetica</i>	
51	Fuente del Río, Cabra	Córdoba	30SUG74	<i>Actenidia baetica</i>	
52	Arroyo en el Parque Natural de Hornachuelos	Córdoba	30STG98	<i>Islamia henrici</i>	
53	Fuente de la Almarja, Parque Natural de Hornachuelos	Córdoba	30SUG08	<i>Islamia henrici</i>	
54	Río Guadalora, Hornachuelos	Córdoba	30STG98	<i>Islamia henrici</i>	
55	Manantial del Roble, Yemeda	Cuenca	30SXX10	<i>Fissuria fezi</i>	
56	Serranía de Cuenca. Entre Priego y Poyatos	Cuenca	30TWK77	<i>Chondrobasis levantina</i>	
57	1 km antes del Hosquillo	Cuenca	30TWK87	<i>Chondrobasis levantina</i>	
58	Nacimiento en Boniches (Cañete-Landete).	Cuenca	30SXX12	<i>Chondrobasis levantina</i>	
59	Vidra	Gerona	31TDG46	<i>Islamia globulus globulus</i>	
60	Vallfogona	Gerona	31TDG47	<i>Islamia globulus globulus</i>	

61	Fuente El Carrer, San Privat de Bas	Gerona	31TDG56	<i>Islamia globulus globulus</i>	
62	Manantial en Padul	Granada	30SVF49	<i>Islamia schuelelei</i>	
63	Manantial en Conchar	Granada	30SVF49	<i>Islamia schuelelei</i>	
64	Fuente los Caños, Graena	Granada	30SVG82	<i>Boetersiella sturmi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
65	Fuente Pilar del Mono, Durcal (Valle del Lecrín)	Granada	30SVF49	<i>Boetersiella davisi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
66	Manantial Faldés, Sierra Harana, Diezma	Granada	30SVG53	<i>Boetersiella sturmi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
67	Fuente de La Gitana, La Peza	Granada	30SVG72	<i>Islamia schuelelei</i>	
68	Fuente Pilar del Mono, Durcal	Granada	30SVF49	<i>Boetersiella davisi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
69	Fuente del Mal Nombre, Padul	Granada	30SVF49	<i>Boetersiella davisi</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
70	Cortijo de Hume, carretera de Alhama de Granada a Agron	Granada	30SVF29	<i>Islamia schuelelei</i>	
71	Sureste de Padul	Granada	30SVF49	<i>Islamia schuelelei</i>	
72	Conchar	Granada	30SVF49	<i>Islamia schuelelei</i>	
73	Vélez-Benaudalla, fuente en la carretera Motril-Granada	Granada	30SVF57	<i>Islamia schuelelei</i>	
74	Arroyo en el río Dilar	Granada	30SVG04	<i>Islamia schuelelei</i>	
75	Fuente del Herridero, cerca del Cerro de Huenes	Granada	30SVG04	<i>Islamia schuelelei</i>	
76	Camino de Güejar-Sierra a la presa de Quentar	Granada	30SVG16	<i>Islamia schuelelei</i>	
77	2 km este de Caparacena, sureste del recodo del río Cubillas	Granada	30SVG23	<i>Islamia schuelelei</i>	
78	Camino del pantano de Cubillas a Caparacena	Granada	30SVG23	<i>Islamia schuelelei</i>	
79	A 1,5 km de Pinos-Puente y a 0,8 km al norte de Alitaje	Granada	30SVG23	<i>Islamia schuelelei</i>	
80	Aguas subterráneas de un afluente del río Fardés	Granada	30SVG72	<i>Islamia schuelelei</i>	
81	Dos fuentes entre Galera y Orce	Granada	30SWG47	<i>Islamia schuelelei</i>	
82	Casas de Aguas Blancas	Granada	30SVG16	<i>Boetersiella sturmi</i>	
83	Ermida Virgen de los Angeles, Peña de Arias Montano, Alajar	Huelva	29SQB09	<i>Arganiella tartessica</i>	
84	Manantial en la Peña de Arias Montano, Alajar	Huelva	29SQB09	<i>Arganiella tartessica</i>	
85	Acequia en Fuenteheridos	Huelva	29SQB09	<i>Arganiella tartessica</i>	
86	Lavaderos en Cortelazor	Huelva	29SQB00	<i>Arganiella tartessica</i>	
87	Fuente de las Mimbreras, Zufre	Huelva	29SQB39	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
88	Fuente de Sopeira, Sopeira	Huesca	31TCG18	<i>Islamia globulus globulus</i>	
89	Manantial en Laguarda	Huesca	30TYM39	<i>Islamia globulus globulus</i>	
90	Lavadero en Laguarda	Huesca	30TYM39	<i>Islamia globulus globulus</i>	
91	Fuente Grima, Gistaín	Huesca	31TBH71	<i>Islamia globulus globulus</i>	
92	Merli	Huesca	31TBG99	<i>Islamia globulus globulus</i>	
93	Fuente Hotel Sierra Cazorla, La Iruela, Cazorla	Jaén	30SWG09	<i>Islamia henrici</i>	
94	Acequia casa-molino, La Iruela, Cazorla	Jaén	30SWG09	<i>Islamia henrici</i>	
95	Arroyo de San Pedro, Cazorla, Nava de San Pedro	Jaén	30SWG09	<i>Islamia henrici</i>	
96	Fuente La Mata, Mata Bejid	Jaén	30SVG57	<i>Boetersiella sturmi</i>	
97	Manantial en La Toba	Jaén	30SWH32	<i>Islamia henrici</i>	
98	Río Madera, La Fresnedilla, Sierra del Segura	Jaén	30SWH34	<i>Islamia henrici</i>	
99	Font de La Argenteria, Baix Pallars	Lérida	31TCG38	<i>Islamia globulus globulus</i>	
100	Font Blanca, Vilanova de Meyá	Lérida	31TCG35	<i>Islamia globulus globulus</i>	
101	Font de la Figuereta, Alós de Balaguer	Lérida	31TCG24	<i>Islamia globulus globulus</i>	
102	Font del Regué, Vilanova de Meyá	Lérida	31TCG35	<i>Islamia globulus globulus</i>	
103	Font de la Fayedá, Abella de la Conca	Lérida	31TCG46	<i>Islamia globulus globulus</i>	
104	Font de Les Greixes, Sant Esteve de la Sarga	Lérida	31TCG16	<i>Islamia globulus globulus</i>	
105	Font Blanca, Gabet de la Conca	Lérida	31TCG36	<i>Islamia globulus globulus</i>	
106	Font D'Arcallo, Baix Pallars	Lérida	31TCG48	<i>Islamia globulus globulus</i>	
107	Font de La Sarga, Gabet de La Conca	Lérida	31TCG35	<i>Islamia globulus globulus</i>	
108	Font Freda, Abella de la Conca	Lérida	31TCG46	<i>Islamia globulus globulus</i>	
109	Font Freda de Casa Pallas, Arén	Lérida	31TCG09	<i>Islamia globulus globulus</i>	
110	Font de Bordons, Arén	Lérida	31TCG08	<i>Islamia globulus globulus</i>	
111	Adraén, Sierra de Cadí	Lérida	31TCG78	<i>Islamia globulus globulus</i>	
112	Balneario de San Vicente	Lérida	31TCG89	<i>Islamia ateni</i>	
113	Tuxent	Lérida	31TCG87	<i>Islamia globulus globulus</i>	
114	Fou de Bor, Bellver	Lérida	31TDG08	<i>Islamia globulus globulus</i>	
115	Font del Pot del Pinell, junto al Portellet del Montsec	Lérida	31TCG16	<i>Islamia globulus globulus</i>	
116	Font de Fontanet, Abellá de la Conca	Lérida	31TCG46	<i>Islamia globulus globulus</i>	
117	Fuente Amargosa, Aristot	Lérida	31TCG89	<i>Islamia globulus globulus</i>	
118	Río Jarama, Patones	Madrid	30TVL62	<i>Islamia pallida</i>	
119	Manantial Patones, Patones	Madrid	30TVL62	<i>Islamia pallida</i>	
120	Canal de la Parra, Patones de Abajo	Madrid	30TVL62	<i>Islamia pallida</i>	
121	Cueva del Gato, Benaolán	Málaga	30SVF06	<i>Horatia gatoa</i>	<i>Islamia schuelelei</i>
122	Manantial en Gaucín	Málaga	30STF94	<i>Islamia schuelelei</i>	
123	Casaronela, carretera de Ronda a Alora	Málaga	30SUF37	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
124	Río Avellano, La Cimada, carretera de Setenil a Arriate	Málaga	30SUF07	<i>Islamia schuelelei</i>	
125	El Chorro	Málaga	30SUF48	<i>Islamia schuelelei</i>	

126	Pared mojada en la carretera de Ardales a El Chorro	Málaga	30SUF48	<i>Islamia schueleii</i>	
127	Fuente la Quemona, a 1 km de Setenil	Málaga	30SUF08	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	<i>Islamia schueleii</i>
128	Fuente Matiaña, El Chorro	Málaga	30SUF48	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
129	Fuente El Valentín, Alozaina	Málaga	30SUF36	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
130	Bejar, Sierra Candelario (El Castañar)	Salamanca	30TTK67	<i>Pseudokerkia aurarii</i>	
131	Fuente El Cañajoso, cortijo El Cañajoso, Coripe	Sevilla	30STF89	<i>Pseudokerkia morenoi</i>	
132	Acequia La Carroba, Amposta	Tarragona	31TBF91	<i>Tarraconia rolani</i>	
133	Ullal Baltasar, Amposta	Tarragona	31TBF90	<i>Tarraconia rolani</i>	
134	Nacimiento río Arcos, Arcos Salinas	Teruel	30TXK62	<i>Chondrobasis levantina</i>	
135	Aguas subterráneas de un afluente del río Jiloca	Teruel	30TXL42	<i>Islamia schueleii</i>	
136	Fuente Flores, Requena	Valencia	30SXJ67	<i>Chondrobasis levantina</i>	<i>Islamia aitanica</i>
137	Fuente Bella, Jarafuel	Valencia	30SXJ63	<i>Chondrobasis levantina</i>	
138	Font Nova, Benifaió	Valencia	30SYJ52	<i>Tarraconia gasulli</i>	
139	Las Aguas, Ayora	Valencia	30SXJ62	<i>Chondrobasis levantina</i>	
140	Río Mijares, Yátova	Valencia	30SXY75	<i>Chondrobasis levantina</i>	
141	Las Ventanas, Chelva	Valencia	30SXX70	<i>Chondrobasis levantina</i>	
142	Fuente Butaya, Cofrentes	Valencia	30SXJ64	<i>Chondrobasis levantina</i>	
143	Fuente La Gitana, Chelva	Valencia	30SXX70	<i>Chondrobasis levantina</i>	
144	Font Micarient, Montixelvo	Valencia	30SYJ30	<i>Chondrobasis levantina</i>	
145	Fuente Caroché, Teresa de Cofrentes	Valencia	30SXJ72	<i>Chondrobasis levantina</i>	
146	Fuente La Pica, Viñuelas	Valencia	30SXJ75	<i>Chondrobasis levantina</i>	<i>Islamia aitanica</i>
147	Font del Pi, Beniganim	Valencia	30SYJ21	<i>Islamia aitanica</i>	
148	Font de Gamello, Cuatretonda	Valencia	30SYJ21	<i>Islamia aitanica</i>	
149	Fuente del Tollo, Requena	Valencia	30SXJ65	<i>Islamia aitanica</i>	
150	Font dels Tramussos, Oliva	Valencia	30SYJ51	<i>Chondrobasis levantina</i>	
151	La Granata, Tabernes de la Valldigna	Valencia	30SYJ33	<i>Islamia aitanica</i>	
152	Nacimiento de La Mina, Jarafuel	Valencia	30SXJ63	<i>Chondrobasis levantina</i>	<i>Islamia aitanica</i>
153	Las Aguas, Ayora	Valencia	30SXJ62	<i>Chondrobasis levantina</i>	
154	Font des Gamellons, Onteniente	Valencia	30SXH99	<i>Islamia aitanica</i>	
155	Font Gaspar, Beniganim	Valencia	30SYJ21	<i>Islamia aitanica</i>	



	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	410	420	430	440	450
Sec. consenso	TA	AA	AG	CT	CT	CT	ATA	TT	T	T	T	T	T	T	T
T. gasulli	C	---	G	*C	---	C	---	C	---	A	---	C	---	C	---
T. gasulli	C	---	G	*C	---	C	---	C	---	A	---	C	---	C	---
F. fezi (Ca)	C	---	C	---	TG	---	C	---	C	---	A	---	C	---	---
F. fezi (Ca)	C	---	C	---	TG	---	C	---	C	---	A	---	C	---	---
P. morenoi (Cádiz)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
P. morenoi (Cádiz)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
F. fezi (Cu)	C	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
P. morenoi (Alm.)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
I. I. schuelelei (Berch)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
I. I. schuelelei (March)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
P. morenoi (Alm.)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
I. I. aitanica (Alf.)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
I. I. aitanica (Alf.)	G	---	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
I. I. henrici	A	---	C	---	A	---	G	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. henrici	A	---	C	---	A	---	G	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. globulus (Iag.)	C	---	A	---	G	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. globulus (Ad.)	A	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
B. B. davis	TT	---	C	---	G	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
A. tartessica (Alajar)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
A. tartessica (Alajar)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
A. tartessica (Fuent.)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
A. tartessica (Badajoz)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
A. tartessica (Badajoz)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. schuelelei (Padul)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. schuelelei (Benao)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. schuelelei (Benao)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. schuelelei (Gauc.)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. schuelelei (Chorr)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
P. morenoi (Nat.)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
P. morenoi (Nat.)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. aitanica (Callosa)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. aitanica (Tabern.)	G	---	A	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
B. B. sturmi	TT	---	C	---	A	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
C. levantina (Vin)	TT	---	C	---	A	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
I. I. aitanica (Req)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	T	---	---
P. falkneri	A	---	TCA	---	AT	---	T	---	A	---	AAA	---	G	---	---
C. levantina (T.C)	TT	---	T	---	T	---	A	---	A	---	CCA	---	G	---	---
P. morenoi (Sevill)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
P. morenoi (Sevill)	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
Actenidia baetica	CGC	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
Actenidia baetica	CGC	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
P. azarum	G	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
I. I. cianensis	G	---	A	---	ANG	---	C	---	C	---	C	---	C	---	---
P. gasulli	C	---	T	---	T	---	C	---	A	---	C	---	C	---	---
P. hinzi	A	---	TCA	---	AT	---	T	---	A	---	AA	---	G	---	---
P. spirata	C	---	C	---	A	---	T	---	AA	---	A	---	C	---	---
H. minoricensis	C	---	A	---	AC	---	T	---	A	---	T	---	C	---	---
Ulvae	C	---	A	---	CC	---	T	---	A	---	T	---	C	---	---

	460	470	480	490	500	510
Sec. consenso	GGATATCCAGAAAGGTGCAGAGCCCTTCAATGGTTGGTCTGTTCACCAATTAATCTACA					
<i>T. gasulli</i>	---G---C---T---					
<i>T. gasulli</i>	---C---C---T---					
<i>F. fezi</i> (Ca)	---C---C---C---					
<i>F. fezi</i> (Ca)	---C---C---C---					
<i>P. morenoi</i> (Cádiz)	-----					
<i>P. morenoi</i> (Cádiz)	-----					
<i>F. fezi</i> (Cu)	-----					
<i>P. morenoi</i> (Alm.)	-----					
<i>I. schuelelei</i> (Barch)	-----					
<i>I. schuelelei</i> (March)	-----					
<i>P. morenoi</i> (Alm.)	-----					
<i>I. aitanica</i> (Alf.)	-----					
<i>I. henrici</i>	---C---T---					
<i>I. henrici</i>	---C---T---					
<i>I. globulus</i> (Lag.)	---G---					
<i>I. globulus</i> (Ad.)	---G---					
<i>B. davisi</i>	---G---G---T---					
<i>A. tartessica</i> (Alajar)	---T---					
<i>A. tartessica</i> (Alajar)	---T---					
<i>A. tartessica</i> (Fuent.)	---T---G---T*GC---					
<i>A. tartessica</i> (Badajoz)	---T---					
<i>A. tartessica</i> (Badajoz)	---T---					
<i>I. schuelelei</i> (Padul)	---C---					
<i>I. schuelelei</i> (Benao)	---C---TT---					
<i>I. schuelelei</i> (Benao)	---C---					
<i>I. schuelelei</i> (Gauc.)	---C---					
<i>I. schuelelei</i> (Chorr)	-----					
<i>P. morenoi</i> (Mat.)	-----					
<i>P. morenoi</i> (Mat.)	-----					
<i>I. aitanica</i> (Callosa)	-----					
<i>I. aitanica</i> (Tabern.)	-----					
<i>B. sturmi</i>	---G---G---T---					
<i>C. levantina</i> (Viñ)	---C---*---C---T---					
<i>I. aitanica</i> (Req)	-----					
<i>P. falkneri</i>	---G---C---					
<i>C. levantina</i> (T. C)	---C---					
<i>P. morenoi</i> (Sevill)	-----					
<i>P. morenoi</i> (Sevill)	-----					
<i>Actenidia baetica</i>	-----					
<i>Actenidia baetica</i>	-----					
<i>P. azarum</i>	---C---					
<i>I. cianensis</i>	---C---G---					
<i>P. gasulli</i>	---G---C---					
<i>P. hinsi</i>	---G---C---					
<i>P. spirata</i>	---G---C---					
<i>H. minoricensis</i>	---G---C---					
<i>H. ulvae</i>	---G---C---					

Apéndice 4. Matriz de distancias genéticas basada en el método de Kimura-3 parámetros del fragmento (513 pb) del gen mitocondrial 16SARNr de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo.

	2	3	4	5	6	7	8
2 <i>T. gasulli</i>	-						
3 <i>T. gasulli</i>	0.00607	-					
4 <i>F. fezi</i> (Ca)	0.06910	0.06014	-				
5 <i>F. fezi</i> (Ca)	0.07203	0.06293	0.00200	-			
6 <i>P. morenoi</i> (Cádiz)	0.13062	0.11853	0.12968	0.13327	-		
7 <i>P. morenoi</i> (Cádiz)	0.12706	0.11515	0.13628	0.13991	0.01039	-	
8 <i>F. fezi</i> (Cu)	0.05880	0.05035	0.03220	0.03457	0.11915	0.11575	-
9 <i>P. morenoi</i> (Alm.)	0.13059	0.11834	0.13222	0.13577	0.02188	0.02190	0.11199
10 <i>I. schuelei</i> (Berch.)	0.15308	0.14462	0.12143	0.12490	0.13583	0.12760	0.11673
11 <i>I. schuelei</i> (March.)	0.15909	0.14956	0.13154	0.13164	0.14845	0.14788	0.13154
12 <i>P. morenoi</i> (Almer.)	0.11667	0.10533	0.12597	0.12938	0.01704	0.01487	0.10687
13 <i>I. aitanica</i> (Alf.)	0.13837	0.12588	0.10004	0.10325	0.09348	0.08682	0.09556
14 <i>I. henrici</i>	0.16094	0.15507	0.12519	0.12883	0.11740	0.10987	0.11066
15 <i>I. henrici</i>	0.15650	0.15080	0.12146	0.12506	0.11368	0.10619	0.10715
16 <i>I. globulus</i> (Lag.)	0.12508	0.12247	0.10095	0.10415	0.11004	0.10274	0.08813
17 <i>I. globulus</i> (Adraén)	0.12989	0.12728	0.10980	0.11311	0.10146	0.09447	0.09621
18 <i>B. davisii</i>	0.18729	0.17785	0.15720	0.16131	0.16797	0.16857	0.13656
19 <i>A. tartessica</i> (Alaj)	0.14405	0.13124	0.13083	0.13436	0.06022	0.05124	0.11095
20 <i>A. tartessica</i> (Alaj)	0.18073	0.16592	0.16523	0.16940	0.08466	0.07450	0.14253
21 <i>A. tartessica</i> (Fuen)	0.14940	0.13630	0.12587	0.12935	0.06357	0.05439	0.11551
22 <i>A. tartessica</i> (Bad.)	0.15360	0.14028	0.12985	0.13335	0.06641	0.05712	0.11935
23 <i>A. tartessica</i> (Bad.)	0.14940	0.13630	0.12587	0.12935	0.06357	0.05439	0.11551
24 <i>I. schuelei</i> (Padul)	0.13492	0.12266	0.10171	0.10486	0.11478	0.10747	0.10121
25 <i>I. schuelei</i> (Benaolj)	0.17357	0.15921	0.13415	0.13791	0.14472	0.13607	0.12880
26 <i>I. schuelei</i> (Benaolj)	0.17038	0.15617	0.13181	0.13544	0.14197	0.13358	0.12658
27 <i>I. schuelei</i> (Gaucín)	0.16470	0.15082	0.12694	0.13050	0.13696	0.12876	0.12188
28 <i>I. schuelei</i> (Chorro)	0.16473	0.15084	0.12696	0.13053	0.12735	0.11951	0.11283
29 <i>P. morenoi</i> (Matiañ)	0.13757	0.12504	0.14240	0.14610	0.02205	0.01505	0.12119
30 <i>P. morenoi</i> (Matiañ)	0.13207	0.11987	0.13672	0.14035	0.01959	0.01274	0.11615
31 <i>I. aitanica</i> (Call.)	0.13813	0.12566	0.09980	0.10299	0.09335	0.08670	0.09534
32 <i>I. aitanica</i> (Taber.)	0.14223	0.12955	0.10334	0.10656	0.09672	0.09004	0.09890
33 <i>B. sturmi</i>	0.16784	0.15888	0.15041	0.15438	0.15167	0.15244	0.13969
34 <i>C. levantina</i> (Viñ)	0.15663	0.14739	0.14812	0.15205	0.16153	0.15572	0.14845
35 <i>I. aitanica</i> (Req.)	0.13813	0.12566	0.09980	0.10299	0.09335	0.08670	0.09534
36 <i>P. falkneri</i>	0.21029	0.21735	0.24440	0.24912	0.24243	0.23369	0.20748
37 <i>C. levantina</i> (T.C)	0.15253	0.14374	0.12689	0.13042	0.14854	0.14483	0.13588
38 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.14181	0.12910	0.13072	0.13435	0.01487	0.00829	0.11998
39 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.12679	0.11490	0.13125	0.13481	0.01719	0.01049	0.11130
40 <i>Actenidia baetica</i>	0.13736	0.12494	0.11517	0.11857	0.10936	0.11476	0.10944
41 <i>Actenidia baetica</i>	0.14246	0.12977	0.11475	0.11139	0.10926	0.11470	0.11390
42 <i>P. azarum</i>	0.10984	0.10295	0.09270	0.09601	0.10877	0.10776	0.09571
43 <i>I. cianensis</i>	0.15599	0.14239	0.11829	0.12176	0.11863	0.11533	0.11730
44 <i>P. gasulli</i>	0.17557	0.17671	0.18585	0.18582	0.19468	0.20117	0.17842
45 <i>P. hinzi</i>	0.16760	0.16840	0.17869	0.17861	0.19958	0.20668	0.16980
46 <i>P. spirata</i>	0.22681	0.23582	0.25986	0.25991	0.23395	0.24165	0.22476
47 <i>H. minoricensis</i>	0.16739	0.17143	0.18185	0.18626	0.19427	0.18489	0.16886
48 <i>H. ulvae</i>	0.18913	0.19904	0.20942	0.21438	0.21727	0.20693	0.18985

	9	10	11	12	13	14	15
9 <i>P.morenoi</i> (Alm.)		-					
10 <i>I.schueleii</i> (Berch)	0.11126	-					
11 <i>I.schueleii</i> (March)	0.13022	0.01372	-				
12 <i>P.morenoi</i> (Alm.)	0.00607	0.10622	0.12297	-			
13 <i>I.aitanica</i> (Alf.)	0.07283	0.06527	0.08606	0.06921	-		
14 <i>I.henrici</i>	0.10737	0.07727	0.09921	0.10251	0.05870	-	
15 <i>I.henrici</i>	0.10368	0.07414	0.09905	0.09892	0.05591	0.00200	-
16 <i>I.globulus</i> (Lag.)	0.08758	0.04994	0.06779	0.08338	0.03741	0.05904	0.05631
17 <i>I.globulus</i> (Adraén)	0.07995	0.04994	0.07142	0.07604	0.03197	0.05904	0.05631
18 <i>B.davisi</i>	0.14896	0.12516	0.15023	0.14790	0.12349	0.14160	0.13743
19 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	0.04540	0.09881	0.10990	0.03706	0.07190	0.10847	0.10486
20 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	0.05624	0.12920	0.13664	0.05856	0.09847	0.13999	0.13585
21 <i>A.tartessica</i> (Fuen)	0.04838	0.09489	0.11013	0.03988	0.07537	0.10423	0.10068
22 <i>A.tartessica</i> (Bad.)	0.04794	0.09076	0.10951	0.04240	0.07149	0.09956	0.09604
23 <i>A.tartessica</i> (Bad.)	0.04831	0.08736	0.10558	0.03988	0.06850	0.09608	0.09265
24 <i>I.schueleii</i> (Padul)	0.09207	0.01912	0.03386	0.08809	0.05264	0.06722	0.06422
25 <i>I.schueleii</i> (Benaol)	0.11929	0.03118	0.05116	0.11387	0.06796	0.09091	0.08770
26 <i>I.schueleii</i> (Benaol)	0.11666	0.02649	0.04257	0.11134	0.06559	0.08102	0.07792
27 <i>I.schueleii</i> (Gaucín)	0.11217	0.02401	0.04246	0.10708	0.06232	0.08467	0.08152
28 <i>I.schueleii</i> (Chorro)	0.10354	0.02401	0.04258	0.09891	0.05601	0.08467	0.08152
29 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	0.01956	0.12815	0.14374	0.01269	0.08361	0.11902	0.11526
30 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	0.01713	0.12309	0.13761	0.01043	0.08313	0.11426	0.11057
31 <i>I.aitanica</i> (Call.)	0.07271	0.06514	0.08588	0.06910	0.00000	0.05858	0.05579
32 <i>I.aitanica</i> (Taber.)	0.07569	0.06813	0.08965	0.07215	0.00406	0.06143	0.05858
33 <i>B.sturmi</i>	0.13329	0.11902	0.13819	0.13266	0.13608	0.16016	0.15572
34 <i>C.levantina</i> (Viñ.)	0.14245	0.13502	0.15458	0.13652	0.14416	0.15961	0.15445
35 <i>I.aitanica</i> (Req.)	0.07271	0.06514	0.08588	0.06910	0.00000	0.05858	0.05579
36 <i>P.falkneri</i>	0.22677	0.21132	0.22935	0.22651	0.20925	0.19593	0.19025
37 <i>C.levantina</i> (T.C.)	0.12720	0.12285	0.13951	0.12704	0.13556	0.14862	0.14407
38 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	0.03216	0.13204	0.14765	0.02447	0.09039	0.11385	0.11017
39 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	0.01482	0.11821	0.13192	0.00823	0.07908	0.10962	0.10599
40 <i>Actenidia baetica</i>	0.10550	0.12787	0.13149	0.09022	0.08511	0.12352	0.12457
41 <i>Actenidia baetica</i>	0.10545	0.12765	0.13179	0.09024	0.08525	0.12318	0.12416
42 <i>P.azarum</i>	0.10742	0.08979	0.09989	0.09229	0.08117	0.08645	0.08312
43 <i>I.cianensis</i>	0.10714	0.08191	0.10276	0.09887	0.05708	0.05855	0.05580
44 <i>P.gasulli</i>	0.17027	0.19379	0.24013	0.16304	0.16231	0.20305	0.19671
45 <i>P.hinzi</i>	0.20004	0.19750	0.25956	0.19231	0.18317	0.19018	0.18372
46 <i>P.spirata</i>	0.23136	0.21787	0.28736	0.22150	0.21597	0.23798	0.23059
47 <i>H.minoricensis</i>	0.18010	0.15288	0.17048	0.17512	0.15380	0.14910	0.14468
48 <i>H.ulvae</i>	0.20217	0.17758	0.20514	0.19622	0.16220	0.17804	0.17308

	16	17	18	19	20	21	22
16 <i>I.globulus</i> (Lag.)	-						
17 <i>I.globulus</i> (Adraén)	0.00826	-					
18 <i>B.davisi</i>	0.12699	0.12736	-				
19 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	0.07979	0.08739	0.14393	-			
20 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	0.10715	0.11578	0.18164	0.01693	-		
21 <i>A.tartessica</i> (Fuen)	0.07614	0.08354	0.14876	0.00614	0.02376	-	
22 <i>A.tartessica</i> (Bad.)	0.07207	0.07920	0.14345	0.01258	0.02854	0.00609	-
23 <i>A.tartessica</i> (Bad.)	0.06911	0.07614	0.13923	0.01046	0.02858	0.00405	0.00200
24 <i>I.schueleii</i> (Padul)	0.03343	0.03343	0.11808	0.08085	0.10875	0.07733	0.07363
25 <i>I.schueleii</i> (Benaol)	0.05262	0.05262	0.13807	0.10582	0.13741	0.10999	0.10524
26 <i>I.schueleii</i> (Benaol)	0.04444	0.05027	0.13003	0.09515	0.12500	0.09911	0.09466
27 <i>I.schueleii</i> (Gaucín)	0.04732	0.04732	0.12979	0.09911	0.12952	0.10318	0.09857
28 <i>I.schueleii</i> (Chorro)	0.04161	0.04161	0.12132	0.09130	0.12065	0.09515	0.09085
29 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	0.10320	0.09486	0.17068	0.05140	0.07479	0.05456	0.05732
30 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	0.09864	0.09056	0.16447	0.04829	0.07127	0.05137	0.05405
31 <i>I.aitanica</i> (Call.)	0.03736	0.03193	0.12319	0.07177	0.09830	0.07524	0.07136
32 <i>I.aitanica</i> (Taber.)	0.03984	0.03435	0.12721	0.07484	0.10190	0.07837	0.07446
33 <i>B.sturmi</i>	0.11829	0.11829	0.04178	0.12514	0.15990	0.12076	0.13384
34 <i>C.levantina</i> (Viñ.)	0.14903	0.14351	0.08443	0.12252	0.14933	0.11832	0.13179
35 <i>I.aitanica</i> (Req.)	0.03736	0.03193	0.12319	0.07177	0.09830	0.07524	0.07136
36 <i>P.falkneri</i>	0.18433	0.18774	0.20612	0.19925	0.24696	0.20510	0.21959
37 <i>C.levantina</i> (T.C.)	0.13508	0.13508	0.07547	0.11600	0.14991	0.11202	0.12436
38 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	0.10672	0.09824	0.18015	0.05431	0.07797	0.05754	0.06027
39 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	0.09417	0.08635	0.15857	0.04521	0.06776	0.04821	0.05082
40 <i>Actenidia baetica</i>	0.10273	0.11586	0.16674	0.07950	0.10679	0.07589	0.07896
41 <i>Actenidia baetica</i>	0.10248	0.11571	0.16622	0.07945	0.10681	0.07584	0.07886
42 <i>P.azarum</i>	0.07124	0.07462	0.13976	0.08507	0.11328	0.08141	0.09214
43 <i>I.cianensis</i>	0.04542	0.04839	0.13407	0.09451	0.12409	0.08659	0.08218
44 <i>P.gasulli</i>	0.13507	0.14528	0.20072	0.15150	0.17694	0.15887	0.17155
45 <i>P.hinzi</i>	0.17016	0.17722	0.18271	0.18080	0.20536	0.18137	0.19397
46 <i>P.spirata</i>	0.17850	0.19107	0.20280	0.21354	0.24564	0.21428	0.22815
47 <i>H.minoricensis</i>	0.11917	0.13277	0.18420	0.15769	0.19872	0.15291	0.15769
48 <i>H.ulvae</i>	0.14097	0.14097	0.19330	0.17258	0.21605	0.17786	0.18323

	23	24	25	26	27	28	29
23 <i>A. tartessica</i> (Bad.)	-						
24 <i>I. schueleii</i> (Padul.)	0.07054	-					
25 <i>I. schueleii</i> (Benaolj)	0.10176	0.02375	-				
26 <i>I. schueleii</i> (Benaolj)	0.09130	0.01922	0.00816	-			
27 <i>I. schueleii</i> (Gaucin)	0.09515	0.01691	0.00607	0.00200	-		
28 <i>I. schueleii</i> (Chorro)	0.08754	0.01691	0.01030	0.00614	0.00405	-	
29 <i>P. morenoi</i> (Mat.)	0.05460	0.10785	0.13661	0.13403	0.12920	0.11993	-
30 <i>P. morenoi</i> (Mat.)	0.05138	0.10331	0.13139	0.12878	0.12409	0.11509	0.00201
31 <i>I. aitanica</i> (Call.)	0.06838	0.05253	0.06781	0.06548	0.06221	0.05591	0.08705
32 <i>I. aitanica</i> (Taber.)	0.07140	0.05531	0.07078	0.06844	0.06513	0.05874	0.09035
33 <i>B. sturmi</i>	0.12969	0.11290	0.14073	0.13270	0.13272	0.12376	0.14916
34 <i>C. levantina</i> (Viñ.)	0.12722	0.12743	0.15683	0.14783	0.14843	0.14859	0.15779
35 <i>I. aitanica</i> (Req.)	0.06838	0.05253	0.06781	0.06548	0.06221	0.05591	0.08705
36 <i>P. falkneri</i>	0.21306	0.19651	0.21934	0.20848	0.20987	0.20976	0.25810
37 <i>C. levantina</i> (T.C.)	0.12012	0.11652	0.14360	0.13537	0.13589	0.13588	0.14686
38 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.05754	0.11135	0.14076	0.13814	0.13320	0.12371	0.01976
39 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.04821	0.09892	0.12636	0.12372	0.11917	0.11043	0.00406
40 <i>Actenidia baetica</i>	0.07589	0.11152	0.14632	0.13902	0.13859	0.12880	0.11087
41 <i>Actenidia baetica</i>	0.07584	0.11132	0.14614	0.13856	0.13828	0.12851	0.11091
42 <i>P. azarum</i>	0.08883	0.08333	0.11688	0.10961	0.10967	0.10975	0.11296
43 <i>I. cianensis</i>	0.07911	0.05909	0.08507	0.07530	0.07883	0.07882	0.11143
44 <i>P. gasulli</i>	0.16592	0.17229	0.21083	0.20031	0.19992	0.20046	0.18151
45 <i>P. hinzi</i>	0.18748	0.17964	0.19368	0.19564	0.19503	0.19549	0.21461
46 <i>P. spirata</i>	0.22131	0.20386	0.24243	0.23126	0.23066	0.23130	0.25014
47 <i>H. minoricensis</i>	0.15291	0.13998	0.17239	0.16320	0.16364	0.16376	0.20438
48 <i>H. ulvae</i>	0.17792	0.16384	0.18754	0.18388	0.17842	0.17851	0.22816

	30	31	32	33	34	35	36
30 <i>P. morenoi</i> (Mat.)	-						
31 <i>I. aitanica</i> (Call.)	0.08298	-					
32 <i>I. aitanica</i> (Taber.)	0.08622	0.00403	-				
33 <i>B. sturmi</i>	0.14849	0.13602	0.14036	-			
34 <i>C. levantina</i> (Viñ.)	0.15193	0.14372	0.14864	0.06694	-		
35 <i>I. aitanica</i> (Req.)	0.08298	0.00000	0.00403	0.13602	0.14372	-	
36 <i>P. falkneri</i>	0.24921	0.20867	0.21490	0.24640	0.18059	0.20867	-
37 <i>C. levantina</i> (T.C.)	0.14144	0.13512	0.13965	0.06001	0.00423	0.13512	0.17848
38 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.01736	0.09027	0.09361	0.16340	0.16723	0.09027	0.24835
39 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.00201	0.07896	0.08214	0.14288	0.14658	0.07896	0.24065
40 <i>Actenidia baetica</i>	0.10611	0.08501	0.08818	0.14578	0.15851	0.08501	0.22801
41 <i>Actenidia baetica</i>	0.10617	0.08512	0.08825	0.14521	0.16239	0.08512	0.23938
42 <i>P. azarum</i>	0.10816	0.08102	0.08426	0.11077	0.12788	0.08102	0.21039
43 <i>I. cianensis</i>	0.10668	0.05698	0.05746	0.13349	0.14401	0.05698	0.20491
44 <i>P. gasulli</i>	0.18149	0.16233	0.16819	0.20259	0.15863	0.16233	0.08940
45 <i>P. hinzi</i>	0.21472	0.18322	0.19004	0.19930	0.14348	0.18322	0.01458
46 <i>P. spirata</i>	0.25042	0.21601	0.22317	0.20508	0.17239	0.21601	0.09299
47 <i>H. minoricensis</i>	0.19743	0.15335	0.15830	0.17677	0.15899	0.15335	0.10903
48 <i>H. ulvae</i>	0.22061	0.16178	0.16689	0.19856	0.18014	0.16178	0.14124

	37	38	39	40	41	42	43
37 <i>C. levantina</i> (T.C.)	-						
38 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.15500	-					
39 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	0.13621	0.01502	-				
40 <i>Actenidia baetica</i>	0.15395	0.11019	0.10157	-			
41 <i>Actenidia baetica</i>	0.15291	0.11025	0.10165	0.00403	-		
42 <i>P. azarum</i>	0.11923	0.10777	0.10359	0.10117	0.10115	-	
43 <i>I. cianensis</i>	0.13073	0.11950	0.10206	0.11942	0.11901	0.08482	-
44 <i>P. gasulli</i>	0.15198	0.19405	0.17466	0.18976	0.18960	0.15350	0.14634
45 <i>P. hinzi</i>	0.13688	0.21385	0.20658	0.20641	0.20662	0.17060	0.17953
46 <i>P. spirata</i>	0.16517	0.24935	0.24160	0.25214	0.25212	0.21453	0.20532
47 <i>H. minoricensis</i>	0.14439	0.18478	0.19062	0.20021	0.19900	0.14146	0.13776
48 <i>H. ulvae</i>	0.16776	0.20687	0.21325	0.23342	0.23235	0.18564	0.16851

	44	45	46	47	48
44 <i>P. gasulli</i>	-				
45 <i>P. hinzi</i>	0.09055	-			
46 <i>P. spirata</i>	0.08667	0.08612	-		
47 <i>H. minoricensis</i>	0.11379	0.08670	0.11847	-	
48 <i>H. ulvae</i>	0.13605	0.10671	0.14013	0.03881	-

Apéndice 5. Matriz de transiciones entre pares de táxones del fragmento (513 pb) del gen mitocondrial 16SARNr de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
2 <i>T.gasulli</i>	-																
3 <i>T.gasulli</i>	1	-															
4 <i>F.fezi</i> (Ca)	20	19	-														
5 <i>F.fezi</i> (Ca)	20	19	0	-													
6 <i>P.morenoi</i> (Cádiz)	30	29	32	32	-												
7 <i>P.morenoi</i> (Cádiz)	30	29	34	34	4	-											
8 <i>F.fezi</i> (Cu)	16	15	13	13	29	29	-										
9 <i>P.morenoi</i> (Alm.)	28	27	32	32	6	7	27	-									
10 <i>I.schuelelei</i> (Berch)	29	29	28	28	28	27	26	24	-								
11 <i>I.schuelelei</i> (March)	26	26	25	25	27	27	24	24	3	-							
12 <i>P.morenoi</i> (Alm.)	27	26	31	31	6	6	26	1	23	23	-						
13 <i>I.aitanica</i> (Alfaf)	30	29	27	27	24	23	25	20	17	18	19	-					
14 <i>I.henrici</i>	32	31	29	29	24	23	25	23	18	21	22	15	-				
15 <i>I.henrici</i>	32	31	29	29	24	23	25	23	18	21	22	15	0	-			
16 <i>I.globulus</i> (Lag.)	29	30	29	29	28	27	25	24	14	15	23	14	17	17	-		
17 <i>I.globulus</i> (Ad.)	30	31	31	31	26	25	27	22	14	16	21	12	17	17	4	-	
18 <i>B.davisi</i>	32	32	29	29	29	30	24	25	18	20	25	21	20	20	23	23	-
19 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	32	31	33	33	19	17	28	14	22	21	13	19	26	26	23	25	24
20 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	33	32	34	34	20	18	29	13	23	22	14	20	27	27	24	26	25
21 <i>A.tartessica</i> (Fuen)	33	32	32	32	20	18	29	15	21	21	14	20	25	25	22	24	25
22 <i>A.tartessica</i> (Bad)	33	32	32	32	20	18	29	14	19	20	14	18	23	23	20	22	23
23 <i>A.tartessica</i> (Bad)	33	32	32	32	20	18	29	15	19	20	14	18	23	23	20	22	23
24 <i>I.schuelelei</i> (Padul)	27	26	25	25	25	24	24	21	5	7	20	13	15	15	8	8	20
25 <i>I.schuelelei</i> (Benaoj)	32	31	30	30	29	28	28	25	9	12	24	17	21	21	14	14	20
26 <i>I.schuelelei</i> (Benao)	33	32	31	31	30	29	29	26	9	11	25	18	20	20	13	15	20
27 <i>I.schuelelei</i> (Gaucin)	32	31	30	30	29	28	28	25	8	11	24	17	21	21	14	14	20
28 <i>I.schuelelei</i> (Chorro)	32	31	30	30	27	26	26	23	8	11	22	15	21	21	12	12	18
29 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	32	31	35	35	9	7	30	6	27	26	5	22	25	25	27	25	30
30 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	31	30	34	34	8	6	29	5	26	25	4	22	24	24	26	24	29
31 <i>I.aitanica</i> (Call.)	30	29	27	27	24	23	25	20	17	18	19	0	15	15	14	12	21
32 <i>I.aitanica</i> (Tab.)	30	29	27	27	24	23	25	20	17	18	19	1	15	15	14	12	21
33 <i>B.sturmi</i>	30	30	29	29	29	30	26	25	20	20	25	26	27	27	24	24	12
34 <i>C.levantina</i> (Viñ)	26	26	26	26	27	27	25	22	18	20	22	23	21	21	25	24	22
35 <i>I.aitanica</i> (Req)	30	29	27	27	24	23	25	20	17	18	19	0	15	15	14	12	21
36 <i>P.falkneri</i>	28	29	34	34	30	29	28	27	27	30	27	29	25	25	27	27	26
37 <i>C.levantina</i> (T.C)	27	27	24	24	25	25	25	20	17	19	20	22	21	21	24	24	21
38 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	33	32	33	33	6	4	30	11	28	27	10	24	24	24	28	26	32
39 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	30	29	33	33	7	5	28	4	25	24	3	21	23	23	25	23	28
40 <i>Actenidia baetica</i>	29	28	28	28	27	29	26	25	27	25	24	21	26	27	27	30	32
41 <i>Actenidia baetica</i>	30	29	28	28	27	29	27	25	27	25	24	21	26	27	27	30	32
42 <i>P.azarum</i>	23	23	22	22	26	25	22	23	17	18	22	19	16	16	18	19	26
43 <i>I.cianensis</i>	33	32	31	31	28	28	30	26	20	21	25	17	14	14	15	16	24
44 <i>P.gasulli</i>	25	26	28	28	30	31	26	26	25	30	26	26	28	28	21	23	29
45 <i>P.hinzi</i>	22	23	25	25	27	28	23	25	25	29	25	27	24	24	25	26	25
46 <i>P.spirata</i>	30	32	35	35	32	33	32	31	29	34	31	33	33	33	27	29	30
47 <i>H.minoricensis</i>	25	24	28	28	27	26	25	25	22	25	25	25	23	23	19	22	28
48 <i>H.ulvae</i>	27	27	31	31	29	28	27	27	23	26	27	23	25	25	20	20	31

	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
19 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	-																
20 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	1	-															
21 <i>A.tartessica</i> (Fuen)	3	4	-														
22 <i>A.tartessica</i> (Bad)	5	5	2	-													
23 <i>A.tartessica</i> (Bad)	5	6	2	0	-												
24 <i>I.schueleii</i> (Padul)	19	20	18	16	16	-											
25 <i>I.schueleii</i> (Benao)	23	24	24	22	22	6	-										
26 <i>I.schueleii</i> (Benao)	22	23	23	21	21	6	2	-									
27 <i>I.schueleii</i> (Gauc)	23	24	24	22	22	5	1	1	-								
28 <i>I.schueleii</i> (Chorro)	21	22	22	20	20	5	3	3	2	-							
29 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	17	18	18	18	18	24	28	29	28	26	-						
30 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	16	17	17	17	17	23	27	28	27	25	1	-					
31 <i>I.aitanica</i> (Call.)	19	20	20	18	18	13	17	18	17	15	23	22	-				
32 <i>I.aitanica</i> (Tab.)	19	20	20	18	18	13	17	18	17	15	23	22	1	-			
33 <i>B.sturmi</i>	23	24	22	24	24	22	24	24	24	22	29	29	26	26	-		
34 <i>C.levantina</i> (Vif)	18	19	17	19	19	20	22	22	22	22	27	26	23	23	19	-	
35 <i>I.aitanica</i> (Req)	19	20	20	18	18	13	17	18	17	15	23	22	0	1	26	23	-
36 <i>P.falkneri</i>	23	24	24	25	25	24	28	28	28	28	32	31	29	29	35	22	29
37 <i>C.levantina</i> (T.C)	17	18	16	18	18	19	21	21	21	21	25	24	22	22	18	2	22
38 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	18	19	19	19	19	25	29	30	29	27	9	8	24	24	32	29	24
39 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	15	16	16	16	16	22	26	27	26	24	2	1	21	21	28	25	21
40 <i>Actenidia baetica</i>	22	23	21	21	21	25	30	30	30	28	28	27	21	21	31	29	21
41 <i>Actenidia baetica</i>	22	23	21	21	21	25	30	30	30	28	28	27	21	21	31	29	21
42 <i>P.azarum</i>	21	22	20	22	22	17	23	23	23	23	26	25	19	19	21	22	19
43 <i>I.cianensis</i>	25	26	23	21	21	15	20	19	20	20	27	26	17	18	26	23	17
44 <i>P.gasulli</i>	23	24	24	25	25	23	27	27	27	27	28	28	26	26	29	23	26
45 <i>P.hinzi</i>	22	23	22	23	23	22	26	26	26	26	29	29	27	27	28	20	27
46 <i>P.spirata</i>	30	31	30	31	31	27	32	32	32	32	34	34	33	33	30	26	33
47 <i>H.minoricensis</i>	21	22	20	20	20	19	25	25	25	25	29	28	25	25	28	21	25
48 <i>H.ulvae</i>	22	23	23	23	23	22	24	25	24	24	31	30	23	23	30	23	23

	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
36 <i>P.falkneri</i>	-												
37 <i>C.levantina</i> (T.C)	23	-											
38 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	31	27	-										
39 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	30	23	7	-									
40 <i>Actenidia baetica</i>	33	29	28	26	-								
41 <i>Actenidia baetica</i>	33	29	28	26	0	-							
42 <i>P.azarum</i>	29	21	25	24	25	25	-						
43 <i>I.cianensis</i>	31	22	29	25	29	29	20	-					
44 <i>P.gasulli</i>	17	22	30	27	29	29	28	23	-				
45 <i>P.hinzi</i>	4	19	29	28	29	29	25	28	18	-			
46 <i>P.spirata</i>	19	25	34	33	36	36	34	31	20	18	-		
47 <i>H.minoricensis</i>	20	20	26	27	30	30	22	23	20	17	23	-	
48 <i>H.ulvae</i>	20	23	28	29	32	32	26	28	22	16	23	8	-

Apéndice 6. Matriz de transversiones entre pares de táxones del fragmento (513 pb) del gen mitocondrial 16SARNr de las especies de hidróbidos incluidas en este trabajo.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
2 <i>T.gasulli</i>	-																
3 <i>T.gasulli</i>	1	-															
4 <i>F.fezi</i> (Ca)	4	3	-														
5 <i>F.fezi</i> (Ca)	5	4	1	-													
6 <i>P.morenoi</i> (Cádiz)	8	7	6	7	-												
7 <i>P.morenoi</i> (Cádiz)	8	6	6	6	1	-											
8 <i>F.fezi</i> (Cu)	5	4	1	1	7	6	-										
9 <i>P.morenoi</i> (Alm.)	10	8	6	7	3	2	7	-									
10 <i>I.schueleii</i> (Berch)	13	12	8	9	11	10	9	10	-								
11 <i>I.schueleii</i> (March.)	13	12	10	10	11	11	10	10	2	-							
12 <i>P.morenoi</i> (Alm.)	8	7	6	7	1	1	7	1	10	10	-						
13 <i>I.aitanica</i> (Alf.)	10	8	5	6	6	6	5	6	8	5	-						
14 <i>I.henrici</i>	12	12	8	9	11	10	9	10	8	8	10	6	-				
15 <i>I.henrici</i>	11	11	8	8	10	10	8	9	7	8	9	5	1	-			
16 <i>I.globulus</i> (Lag.)	8	7	4	4	6	6	4	5	4	6	5	1	4	4	-		
17 <i>I.globulus</i> (Ad.)	8	7	4	4	6	6	4	5	4	6	5	1	4	4	0	-	
18 <i>B.davisi</i>	15	14	13	14	15	14	14	15	17	17	15	14	18	17	13	13	-
19 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	9	8	6	6	3	3	6	3	9	10	2	6	8	7	4	4	15
20 <i>A.tartessica</i> (Alaj)	13	12	10	11	8	7	11	6	13	13	6	10	12	12	9	9	20
21 <i>A.tartessica</i> (Fuen)	9	8	6	6	3	3	6	3	9	10	2	6	8	7	4	4	15
22 <i>A.tartessica</i> (Bad.)	10	8	6	7	4	3	7	4	10	10	3	6	8	8	5	5	16
23 <i>A.tartessica</i> (Bad.)	9	8	6	6	3	3	6	3	9	10	2	6	8	7	4	4	15
24 <i>I.schueleii</i> (Padul)	12	10	7	8	10	9	8	8	3	4	8	6	8	7	4	4	14
25 <i>I.schueleii</i> (Benaoj)	13	12	9	10	12	11	10	10	3	5	10	6	8	8	5	5	17
26 <i>I.schueleii</i> (Benaoj)	12	11	8	8	10	10	8	9	2	4	9	5	7	6	4	4	16
27 <i>I.schueleii</i> (Gauc.)	12	11	8	8	10	10	8	9	2	4	9	5	7	6	4	4	16
28 <i>I.schueleii</i> (Chorro)	12	11	8	8	10	10	8	9	2	4	9	5	7	6	4	4	16
29 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	8	6	6	6	1	0	6	2	10	11	1	6	10	10	6	6	14
30 <i>P.morenoi</i> (Mat.)	8	6	6	6	1	0	6	2	10	11	1	6	10	10	6	6	14
31 <i>I.aitanica</i> (Call.)	10	8	5	6	6	6	5	6	8	5	0	6	5	1	1	1	14
32 <i>I.aitanica</i> (Tab.)	10	9	6	6	7	6	6	6	8	6	1	6	6	2	2	2	15
33 <i>B.sturmi</i>	14	13	12	13	12	12	13	12	14	15	12	12	15	15	11	11	4
34 <i>C.levantina</i> (Viñ)	13	12	12	13	13	13	13	14	17	15	13	14	18	17	13	13	5
35 <i>I.aitanica</i> (Req.)	10	8	5	6	6	6	6	5	6	8	5	0	6	5	1	1	14
36 <i>P.falkneri</i>	21	21	19	20	22	21	20	22	21	18	22	19	21	20	18	18	22
37 <i>C.levantina</i> (T.C)	14	13	12	13	15	14	13	15	17	15	15	15	18	17	13	13	5
38 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	8	6	6	6	1	0	6	2	10	11	1	6	10	10	6	6	14
39 <i>P.morenoi</i> (Sevilla)	8	6	6	6	1	0	6	2	10	11	1	6	10	10	6	6	14
40 <i>Actenidia baetica</i>	10	9	7	8	7	6	8	8	10	10	6	7	10	10	6	6	12
41 <i>Actenidia baetica</i>	10	9	7	6	7	6	8	8	10	10	6	7	10	10	6	6	12
42 <i>P.azarum</i>	10	9	8	8	8	8	8	10	11	10	8	8	11	10	6	6	13
43 <i>I.cianensis</i>	10	8	5	6	8	7	6	7	7	8	6	4	6	6	3	3	13
44 <i>P.gasulli</i>	15	14	13	13	13	13	14	13	17	17	12	13	16	15	13	13	15
45 <i>P.hinzi</i>	15	14	13	13	14	14	14	15	16	17	15	13	16	15	13	13	15
46 <i>P.spirata</i>	17	16	15	15	16	16	15	16	17	17	15	13	15	15	13	13	15
47 <i>H.minoricensis</i>	18	19	17	18	20	19	18	19	18	15	19	15	17	16	15	15	18
48 <i>H.ulvae</i>	19	20	19	19	21	20	19	20	20	19	20	18	19	19	17	17	17

	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
19 <i>A. tartessica</i> (Alaj)	-																
20 <i>A. tartessica</i> (Alaj)	4	-															
21 <i>A. tartessica</i> (Fuent)	0	4	-														
22 <i>A. tartessica</i> (Bada)	1	5	1	-													
23 <i>A. tartessica</i> (Bada)	0	4	0	1	-												
24 <i>I. schueleii</i> (Padul)	8	12	8	8	8	-											
25 <i>I. schueleii</i> (Benao)	10	14	10	10	10	3	-										
26 <i>I. schueleii</i> (Benao)	8	13	8	9	8	2	1	-									
27 <i>I. schueleii</i> (Gauc.)	8	13	8	9	8	2	1	0	-								
28 <i>I. schueleii</i> (Chorr)	8	13	8	9	8	2	1	0	0	-							
29 <i>P. morenoi</i> (Mat.)	3	7	3	3	3	9	11	10	10	10	-						
30 <i>P. morenoi</i> (Mat.)	3	7	3	3	3	9	11	10	10	10	0	-					
31 <i>I. aitanica</i> (Callosa)	6	10	6	6	6	6	6	5	5	5	6	6	-				
32 <i>I. aitanica</i> (Tabern)	6	11	6	7	6	6	7	6	6	6	6	6	1	-			
33 <i>B. sturmi</i>	13	17	13	13	13	12	15	13	13	13	12	12	12	13	-		
34 <i>C. levantina</i> (Viñ)	15	18	15	15	15	14	17	16	16	16	13	13	14	15	4	-	
35 <i>I. aitanica</i> (Req.)	6	10	6	6	6	6	6	5	5	5	6	6	0	1	12	14	-
36 <i>P. falkneri</i>	22	27	22	23	22	21	22	20	20	20	21	21	19	20	19	19	19
37 <i>C. levantina</i> (T.C)	15	20	15	16	15	14	17	16	16	16	14	14	15	15	4	0	15
38 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	3	7	3	3	3	9	11	10	10	10	0	0	6	6	12	13	6
39 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	3	7	3	3	3	9	11	10	10	10	0	0	6	6	12	13	6
40 <i>Actenidia baetica</i>	5	10	5	6	5	9	11	10	10	10	6	6	7	8	10	11	7
41 <i>Actenidia baetica</i>	5	10	5	6	5	9	11	10	10	10	6	6	7	8	10	12	7
42 <i>P. azarum</i>	7	12	7	8	7	10	12	10	10	10	8	8	8	8	12	12	8
43 <i>I. cianensis</i>	6	10	6	6	6	6	8	6	6	6	7	7	4	3	12	14	4
44 <i>P. gasulli</i>	13	16	13	14	13	16	18	17	17	17	13	13	13	13	15	14	13
45 <i>P. hinzi</i>	16	18	16	17	16	16	15	15	15	15	14	14	13	13	13	13	13
46 <i>P. spirata</i>	15	18	15	16	15	17	17	16	16	16	16	16	13	14	14	13	13
47 <i>H. minoricensis</i>	19	24	19	20	19	18	19	17	17	17	19	19	15	16	17	18	15
48 <i>H. ulvae</i>	20	25	20	21	20	19	21	20	20	20	20	20	18	19	18	19	18

	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
36 <i>P. falkneri</i>	-												
37 <i>C. levantina</i> (T.C)	20	-											
38 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	21	14	-										
39 <i>P. morenoi</i> (Sevilla)	21	14	0	-									
40 <i>Actenidia baetica</i>	19	12	6	6	-								
41 <i>Actenidia baetica</i>	20	12	6	6	1	-							
42 <i>P. azarum</i>	19	13	8	8	7	7	-						
43 <i>I. cianensis</i>	17	14	7	7	7	7	8	-					
44 <i>P. gasulli</i>	8	14	13	13	13	13	10	13	-				
45 <i>P. hinzi</i>	1	13	14	14	13	13	13	12	7	-			
46 <i>P. spirata</i>	8	13	16	16	14	14	12	13	6	6	-		
47 <i>H. minoricensis</i>	12	18	19	19	18	18	16	15	10	7	9	-	
48 <i>H. ulvae</i>	17	19	20	20	20	20	19	15	12	11	12	6	-